FÉDÉRATION FRANÇAISE DES SOCIÉTÉS DE SCIENCES NATURELLES
B.P. 392 – 75232 PARIS Cedex 05
Association régie par la loi du 1er juillet 1901, fondée en 1919, reconnue d'utilité publique en 19:
Membre fondateur de l'UICN – Union Mondiale pour la Nature

La FÉDÉRATION FRANÇAISE DES SOCIÉTÉS DE SCIENCES NATURELLES a été fondée en 1919 et reconnue d'utilité publique par décret du 30 Juin 1926. Elle groupe des Associations qui ont pour but, entièrement ou partiellement, l'étude et la diffusion des Sciences de la Nature.

La FÉDÉRATION a pour mission de faire progresser ces sciences, d'aider à la protection de la Nature, de développer et de coordonner des activités des Associations fédérées et de permettre l'expansion scientifique française dans le domaine des Sciences Naturelles. (Art .1 des statuts).

La FÉDÉRATION édite la « **Faune de France** ». Depuis 1921, date de publication du premier titre, 90 volumes sont parus. Cette prestigieuse collection est constituée par des ouvrages de faunistique spécialisés destinés à identifier des vertébrés, invertébrés et protozoaires, traités par ordre ou par famille que l'on rencontre en France ou dans une aire géographique plus vaste (ex. Europe de l'ouest). Ces ouvrages s'adressent tout autant aux professionnels qu'aux amateurs. Ils ont l'ambition d'être des ouvrages de référence, rassemblant, notamment pour les plus récents, l'essentiel des informations scientifiques disponibles au jour de leur parution.

L'édition de la Faune de France est donc l'œuvre d'une association à but non lucratif animée par une équipe entièrement bénévole. Les auteurs ne perçoivent aucun droits, ni rétributions. L'essentiel des ressources financières provient de la vente des ouvrages. N'hésitez pas à aider notre association, consultez notre site (www.faunedefrance.org), et soutenez nos publications en achetant les ouvrages!

La FÉDÉRATION, à travers son comité Faune de France a décidé de mettre gracieusement, sur Internet, à la disposition de la communauté naturaliste l'intégralité du texte de L. CUÉNOT consacré aux Tardigrades publié en 1932. Ce volume est actuellement épuisé et ne sera pas réédité.

Cet ouvrage est sous une licence Creative Commons pour vous permettre légalement de dupliquer, le diffuser et de modifier cette création…..

Montpellier, le 2 avril 2007

le Comité FAUNE DE FRANCE

Creative Commons

COMMONS DEED

Paternité - Pas d'Utilisation Commerciale - Partage des Conditions Initiales à l'Identique 2.0 France

Vous êtes libres :

- de reproduire, distribuer et communiquer cette création au public
- de modifier cette création

Selon les conditions suivantes :

Paternité. Vous devez citer le nom de l'auteur original.

Pas d'Utilisation Commerciale. Vous n'avez pas le droit d'utiliser cette création à des fins commerciales.

Partage des Conditions Initiales à l'Identique. Si vous modifiez, transformez ou adaptez cette création, vous n'avez le droit de distribuer la création qui en résulte que sous un contrat identique à celui-ci.

- A chaque réutilisation ou distribution, vous devez faire apparaître clairement aux autres les conditions contractuelles de mise à disposition de cette création.
- Chacune de ces conditions peut être levée si vous obtenez l'autorisation du titulaire des droits.

Ce qui précède n'affecte en rien vos droits en tant qu'utilisateur (exceptions au droit d'auteur : copies réservées à l'usage privé du copiste, courtes citations, parodie...)

Ceci est le Résumé Explicatif du Code Juridique (la version intégrale du contrat).

Avertissement

Découvrez comment diffuser votre création en utilisant ce contrat

FÉDÉRATION FRANÇAISE DES SOCIÉTÉS DE SCIENCES NATURELLES
OFFICE CENTRAL DE FAUNISTIQUE
Directeur honoraire : **P. de BEAUCHAMP**
Directeur : **L. CHOPARD**

FAUNE DE FRANCE

24

TARDIGRADES

PAR

L. CUÉNOT

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE NANCY

Avec 98 figures

PARIS
PAUL LECHEVALIER, 12, RUE DE TOURNON (VIe)
1932

Collection honorée de subventions de l'Académie des Sciences de Paris (fondations R. Bonaparte et Loutreuil), de la Caisse des Recherches Scientifiques, du Ministère de l'Agriculture et du Ministère de l'Instruction Publique.

INTRODUCTION

GÉNÉRALITÉS

Les Tardigrades constituent un petit groupe d'animaux marins, d'eau douce ou subterrestres, dont la taille ne dépasse guère le millimètre, même chez les plus grandes espèces; aussi leur découverte a-t-elle été tardive. De 1773 à 1777, divers observateurs les aperçoivent pour la première fois : le pasteur J. A. E. GOEZE, de Quedlinburg (Harz), joint à la traduction allemande (1773) du Traité d'Entomologie de Ch. BONNET la description et le croquis d'un petit être, muni de quatre paires de pattes, trouvé parmi des lentilles d'eau (klein Wasserbär); le pasteur EICHHORN, de Danzig, dans un petit livre traitant de la faune microscopique aquatique (1775), signale aussi un « Wasserbär » à grands ongles dans une mousse verte glaireuse de la surface de l'eau; il est très probable que le « Brucolino » de CORTI (1774), trouvé dans la mousse des toits et revenant à la vie après avoir été desséché, est quelque grande espèce du groupe, bien que l'auteur le prenne pour une petite chenille. C'est SPALLANZANI (1777) qui baptise « il Tardigrado » un animal jaunâtre, à mouvements lents, provenant d'un sable à Rotifères humecté; DOYÈRE se sert du même mot pour désigner le groupe entier, bien qu'ILLIGER l'ait employé avant lui (1811) pour l'ordre des Paresseux ou Bradypes; mais comme ce vocable est abandonné maintenant pour ces derniers, on peut conserver sans inconvénient le terme traditionnel de Tardigrades.

Les descriptions d'un « Bärthierchen » (*Acarus ursellus*) aquatique par O. F. MÜLLER (1785), d'*Arctiscon tardigradum* également d'eau douce par Franz v. PAULA SCHRANK (1803) et quelques autres encore sont tout à fait inutilisables; il faut arriver à Sigismund SCHULTZE (1834 et 1840) et à DOYÈRE (1840) pour trouver des représentations suffisantes permettant la détermination spécifique : SCHULTZE crée les genres *Macrobiotus* et *Echiniscus*, DOYÈRE le genre *Milnesium*; ce dernier auteur décrit parfaitement les 8 Tardigrades connus de son temps et fonde la morphologie du groupe. Le premier Tardigrade marin est signalé par DUJARDIN en 1851 dans un aquarium d'eau de mer à Rennes; un second par Max SCHULTZE dans la mer du Nord (1865). Actuellement le nombre des espèces reconnais-

sables ne dépasse guère 150, et il y en a à peu près autant d'incertaines; il n'est pas probable qu'il s'augmente beaucoup dans l'avenir; les travaux de systématique les plus importants sont ceux de L. Plate, F. Richters, James Murray, F. Heinis, G. Thulin, G. Rahm et E. Marcus; les belles recherches récentes d'E. Marcus sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Tardigrades ont fait progresser considérablement nos connaissances sur le groupe; son livre du Tier-Reich (1929) est un véritable monument auquel on devra toujours recourir.

MORPHOLOGIE

Les Tardigrades se divisent en deux ordres naturels, que nous aurons souvent occasion d'opposer l'un à l'autre, celui des *Echinisci* et celui des *Macrobioti.*

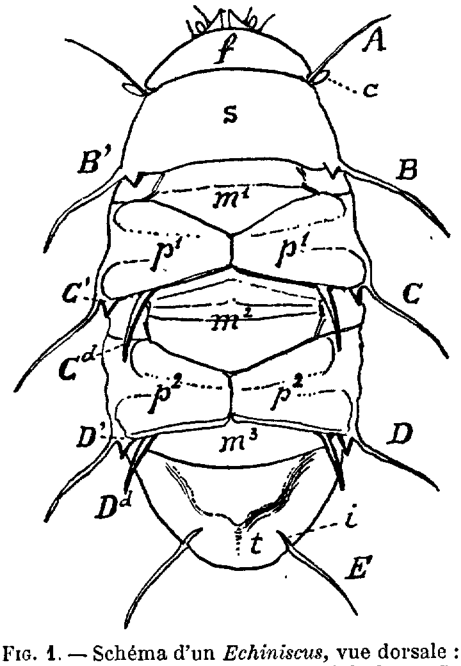


Fig. 1. — Schéma d'un *Echiniscus*, vue dorsale : A, cirre latéral avec sa clava *c* à la base; B, C, D, E, appendices cuticulaires latéraux; C^d et D^d, appendices dorsaux; B', C', D', piquants accessoires; *f*, plaque frontale; *s*, plaque scapulaire; m^1, m^2, m^3, plaques médianes; p^1, p^2, plaques paires; *t*, bouclier terminal représenté ici avec des facettes; *i*, incisure.

Le corps allongé, à symétrie bilatérale, est plus ou moins convexe sur la face dorsale, plat sur la face ventrale, et porte toujours 4 paires de pieds terminés par des griffes de nombre et de forme très variés. Le corps est revêtu d'une cuticule qui se prolonge dans l'intestin antérieur et le rectum; elle est perméable à l'eau (dessiccation rapide des Tardigrades terrestres) et paraît de nature chitineuse, car elle est insoluble dans la potasse concentrée (cependant Marcus la considère comme non chitineuse); les formes primitives ont une cuticule mince et lisse, sans ornements, mais dans beaucoup de séries indépendantes, celle-ci présente des épaississements variés dont l'expression la plus parfaite est la cuirasse de plaques imbriquées et sculptées qui caractérise les *Echiniscus* (fig. 19, 20, 37, 38) et genres alliés.

Cette carapace dorso-latérale comprend (fig. 1) : 1° une plaque *frontale,* recouvrant la tête, et dépassée en avant par le mufle buccal à l'état de protraction; 2° une *scapulaire,* impaire et large; 3° une plaque impaire qui

n'atteint pas les côtés du corps, dont la partie inférieure est un triangle à pointe caudale; c'est la 1re *intercalaire* ou *médiane*; 4° une paire de plaques (plaque *paire* n° 1) dont chacune présente d'ordinaire en son centre une vallée, de direction perpendiculaire au plan médian; 5° une 2e médiane; 6° une plaque paire n° 2, l'une et l'autre étant semblables aux précédentes; 7° dans le genre *Echiniscus*, une 3e médiane, parfois étroite et peu visible, en forme de losange allongé; 8° un grand bouclier, sorte de calotte de sphère, ou plaque *terminale*, qui présente, de chaque côté une incisure plus ou moins courbe.

Le genre *Pseudechiniscus* (fig. 20) diffère d'*Echiniscus* par une addition à la cuirasse; entre la 3e médiane et le bouclier terminal s'intercale une plaque en demi-ceinture, qui parfois est divisée en deux comme chez *Ps. conifer*, *cornutus* et *victor* (cela fait donc une 3e plaque paire); d'après la disposition des muscles, il apparaît que cette plaque nouvelle est un fragment rostral du bouclier terminal. Enfin il existe, au moins chez certains *Echiniscus* (fig. 4), un rudiment de squelette ventral; c'est une petite plaque impaire, à granulation extraordinairement fine, située en dessous de la bouche, vis-à-vis de la frontale.

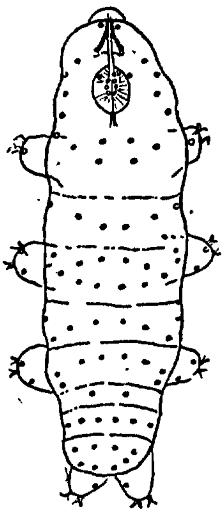


FIG. 2. — Vue dorsale de *Macrobiotus furcatus* montrant l'arrangement régulier des « perles » cuticulaires.

Ornementation de la cuticule. — La cuticule lisse des *Macrobioti* présente parfois de petits cercles réfringents (fig. 2 et 3) qui ne font pas saillie et qui sont distribués avec une certaine régularité; nous aurons occasion d'utiliser la présence ou l'absence de ces « perles » dans les diagnoses spécifiques; ce sont des dépressions cuticulaires dont la signification est inconnue.

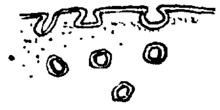


FIG. 3. — Les « perles » vues de face et en coupe optique, cuticule de *Macrobiotus intermedius*.

Les plaques de la cuirasse des *Echinisci* ont toujours une ornementation, remarquablement constante pour une espèce donnée, qui se traduit dans les vues de face par une sorte de réseau irrégulier (*E. quadrispinosus*, fig. 36), ou un pavage très régulier de polygones présentant un cercle en leur centre (*E. Blumi*, fig. 29) ou encore une granulation plus ou moins fine (fig. 19, 20). Des zones d'ornementation granulaire ou réticulaire se voient aussi sur la partie basilaire des pieds (fig. 20) et parfois sur les flancs, en dehors de la cuirasse.

Appendices de la tête et du corps. — La tête des *Echinisci* porte des appendices sensoriels qui comprennent : 1° un cirre médian ou rostral

(seulement chez quelques espèces marines, fig. 12 et 13) ; 2° de chaque côté de la bouche et un peu latéralement (fig. 4) deux cirres buccaux, entre lesquels il y a une petite papille arrondie ou allongée ; 3° de chaque côté, dans l'espace situé entre la plaque frontale et la scapulaire, un long cirre à la base duquel il y a une papille (*clava*) ; cet appendice, dénommé cirre A, ne manque chez aucune espèce d'Echiniscien, et se montre déjà, d'une façon constante, chez la larve sortant de l'œuf. Les Echinisciens marins présentent sur le corps diverses soies tactiles, qui seront mentionnées lors des descriptions.

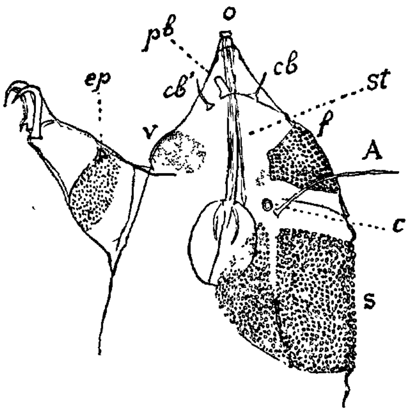


FIG. 4. — Tête d'*Echiniscus trisetosus*, vue de profil : A, cirre avec la clava *c* à sa base ; *cb* et *cb'*, les deux cirres buccaux ; *ep*, l'épine du pied I et la zone de granulations ; *f*, plaque frontale ; *o*, bouche ; *pb*, papille buccale ; *s*, plaque scapulaire ; *st*, stylet buccal ; *v*, plaque ventrale.

D'autres appendices, de valeur toute différente, car ce sont de simples expansions cuticulaires en forme de piquants ou de filaments, sont insérés en des points précis sur les plaques de la cuirasse : 1° des appendices latéraux, au nombre maximum de 4, dénommés B, C, D et E, sont disposés de la façon suivante (fig. 1) : B prolonge l'angle inférieur de la plaque scapulaire ; C et D sont à l'angle inférieur et externe des plaques paires 1 et 2 ; E est implanté dans l'incisure du bouclier terminal ; 2° des appendices dorsaux, au nombre (habituellement) de 2 paires, sont dénommés C^d et D^d : le premier est inséré sur un angle inférieur de chaque plaque paire n° 1, pas très loin de C ; le second est inséré sur un angle inférieur de chaque plaque paire n° 2, pas très loin de D ; 3° chez quelques *Echiniscus* (fig. 27), on voit, près de la base de chacun des appendices latéraux B, C et D, un fort piquant triangulaire (B', C', D') ; 4° chez un seul genre marin (*Batillipes*), il y a un piquant caudal (fig. 12).

Pieds. — Les 4 paires de pieds sont des expansions creuses du corps, en saillie sur une ligne latéro-ventrale ; la 4e paire encadre de chaque côté l'orifice anal et son plan médian fait avec le plan sagittal du corps un angle d'environ 45° ; de plus le pied IV est légèrement tordu sur lui-même de façon à agir dans la progression comme antagoniste des 3 pieds antérieurs. Quand il y a une cuirasse, le pied I correspond à la plaque scapulaire, les pieds II et III aux plaques paires nos 1 et 2 ; enfin le pied IV est sous le bouclier terminal, au niveau de l'incisure.

Les pieds se terminent constamment par des organes d'accrochage, dont la forme et le nombre sont un élément important de diagnose des

genres : chez *Batillipes* seul (fig. 12), ils ont la forme de cuillerons portés par de longs doigts; ailleurs ce sont de fortes griffes courbes : il y a jusqu'à 11 (rarement) griffes semblables chez *Echiniscoides* (fig. 16) (de 5 à 7 chez les jeunes), 4 chez les *Echiniscus* et genres voisins (fig. 17, 19, 20, 21) (2 seulement chez les jeunes); chez les *Echiniscus*, les 4 griffes sont disposées symétriquement par rapport au plan médian du pied; les 2 internes (qui correspondent aux 2 griffes du jeune) sont toujours munies vers leur base d'un éperon plus ou moins développé, recourbé vers le bas; les deux externes, surtout aux derniers pieds, peuvent quelquefois avoir aussi un éperon, mais dont la pointe est dirigée vers le haut (fig. 32).

Chez les *Macrobioti*, chaque pied ne porte que deux griffes bifides ou *diplogriffes* qui sont soit symétriques par rapport au plan médian du pied, soit asymétriques, ce qui permet d'établir dans l'ordre une bonne coupure générique; la diplogriffe des symétriques (genre *Macrobiotus*) est constituée par une base portant deux crochets courbés en faucille, un peu inégaux, dont l'un (celui qui est le plus près du plan médian pédieux) est surmonté de deux pointes accessoires (fig. 41) que l'on ne voit jamais sur les crochets externes; il est séduisant d'homologuer la diplogriffe à une griffe interne d'*Echiniscus*, dont l'éperon se serait fort développé; rappelons que l'*Echiniscus* passe dans sa jeunesse par un stade à deux griffes qui a une longue durée, et que les Onychophores ont aussi deux griffes sur leurs mamelons pédieux. La base de chaque diplogriffe est en rapport avec un épaississement circulaire de la cuticule que l'on appelle *lunule* (voir fig. 59 la lunule démesurée, armée de piquants sur son bord, de *Macrobiotus coronifer*).

Milnesium paraît avoir 4 griffes séparées (fig. 40), deux étant très grêles et longues, avec très petites pointes accessoires, et deux massives à trois ou quatre crochets, mais il n'est pas douteux qu'une griffe grêle et une massive, reliées du reste par une mince bande de cuticule, équivalent à une diplogriffe ordinaire dont les deux branches sont très largement séparées et différenciées; il n'y a pas de lunule.

Dans le cas des asymétriques (genres *Hypsibius* et *Diphascon*), il n'y a jamais de lunule; les deux diplogriffes ne sont ni symétriques ni égales : l'une, placée du côté caudal du pied, a souvent une branche grêle et longue avec petites pointes accessoires; l'autre, placée du côté rostral, est plus trapue, et il y a aussi deux pointes accessoires sur l'un des crochets (fig. 67, 71, 83).

A la base du pied, la cuticule présente souvent un pli transverse disposé de telle façon, chez la plupart des Tardigrades marins, que la portion moyenne du pied peut se télescoper dans la partie basale (fig. 12, 13, 14); le pied IV de beaucoup d'*Echiniscus* et de *Pseudechiniscus* porte à ce niveau une *manchette* (fig. 28) dont le bord libre est découpé en piquants aigus.

Enfin le pied I des *Echiniscus* (fig. 4, *ep*) présente toujours sur sa face dorsale une petite épine, parfois très difficile à voir, tandis que sur le pied IV il y a du côté externe, près de la base, une papille molle (fig. 28); la constance de ces caractères ténus est si grande qu'il est inutile de les mentionner dans les diagnoses d'espèces. Si insignifiantes que paraissent épine et papille, elles ont peut-être une signification évolutive intéressante, car elles paraissent bien être les restes d'une série complète de phanères pédieux que l'on trouve exactement à la même place, mais sur les 4 pieds de *Batillipes*, *Tetrakentron*, et aussi chez l'*Echiniscus perarmatus* J. Murray (Cap).

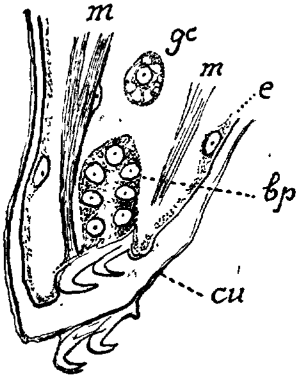


Fig. 5. — Pied IV, *Macrobiotus Hufelandi*, avant une mue : *bp*, bulbe pédieux ayant sécrété les griffes de remplacement; *cu*, vieille cuticule portant les griffes anciennes; *e*, épiderme; *gc*, globule cavitaire; *m*, muscles pédieux.

Le muscle ou les muscles moteurs des pieds ne s'insèrent pas sur les griffes elles-mêmes, mais tout près de celles-ci, sur la cuticule (fig. 86); lorsque le muscle se contracte, il déprime le point d'insertion, ce qui fait basculer la griffe en la relevant; quand la contraction cesse, l'élasticité de la cuticule fait retomber les griffes, dont les mouvements sont donc toujours passifs.

Épiderme. — La cuticule est sécrétée par un épiderme formé par de grandes cellules plates, en nombre constant pour chaque espèce, disposées en rangées régulières. Parfois certaines de ces cellules, formant des bandes transversales ou longitudinales, ont un contenu granuleux, blanc en lumière réfléchie ou coloré plus ou moins fortement en brun (*Hypsibius Oberhäuseri*, fig. 66); ces grains qui augmentent graduellement avec l'âge ont peut-être la signification de produits d'excrétion.

Dans chaque pied, l'épiderme s'épaissit en une sorte de bulbe (fig. 5) qui secrète avant chaque mue les griffes de remplacement à la manière d'un bulbe sétigère; dans la période préliminaire à la mue, la vieille cuticule se détache nettement de l'ancienne à l'extrémité distale du pied et les griffes nouvelles font saillie dans l'espace ainsi formé, prêtes à fonctionner quand sera rejetée la vieille cuticule.

Musculature. — La musculature est constituée par des fibres musculaires lisses, uninucléées, s'attachant à leurs deux extrémités sur de petites saillies intérieures de la cuticule, et déterminant uniquement des rétractions ou des flexions; l'antagoniste de la musculature est la pression intérieure du corps. On peut distinguer des muscles du corps (longitudinaux dorsaux et ventraux, dorso-latéraux et ventro-latéraux, dorso-ven-

traux) et des muscles pédieux (dorso-pédieux et ventro-pédieux), et enfin la musculature propre des stylets buccaux (protracteurs et rétracteurs) et de la région rectale.

Système nerveux. — Le système nerveux est métamérisé suivant le type arthropodien : il y a un gros cerveau 4-lobé ou 5-lobé à sa partie inférieure, réuni par un collier ganglionnaire à un ganglion sous-œsophagien, lequel est en rapport avec une chaîne ventrale comptant 4 ganglions bilobés (fig. 6, 12, 13). Le premier ganglion de cette chaîne, correspondant au pied I, est réuni par deux connectifs au sous-œsophagien, et par deux autres connectifs aux lobes externes du cerveau, de telle sorte qu'il y a en fait deux colliers péri-œsophagiens. Il y a encore de petits ganglions périphériques, notamment du côté rostral de chaque pied et de l'anus.

Le cerveau innerve les appendices céphaliques des Echinisciens (cirre rostral, cirres buccaux, papille, cirre A et sa clava) et du *Milnesium ;* chez les Macrobiotes, où il n'y a pas d'appendices, le cerveau émet de nombreux petits nerfs qui se rendent à la partie antérieure de la tête. Chacun des ganglions ventraux fournit un certain nombre de nerfs moteurs et le nerf pédieux. Sur des Tardigrades bien transparents, on voit le nerf moteur se terminer sur une fibre musculaire par la plaque motrice que l'on a appelée longtemps la colline de Doyère, du nom de son découvreur.

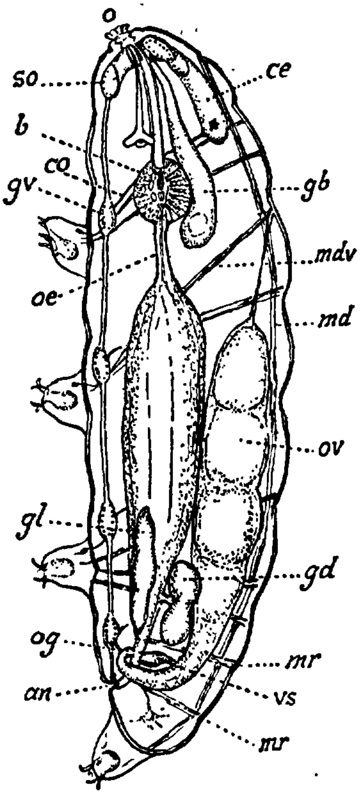


Fig. 6. — Section sagittale d'un *Macrobiotus Hufelandi* ♀ : *an*, orifice cloacal; *b*, bulbe; *ce*, lobe latéral du cerveau portant la tache oculaire; *co*, connectif unissant le lobe latéral du cerveau avec le 1[er] ganglion ventral; *gb*, glande buccale; *gd*, glande de Malpighi dorsale; *gl*, glande de Malpighi latérale; *gv*, ganglion ventral; *md*, muscle longitudinal dorsal; *mdv*, muscle dorso-ventral; *mr*, muscles du rectum; *o*, bouche; *œ*, œsophage; *og*, débouché de l'oviducte dans le rectum; *ov*, ovaire; *so*, ganglion sous-œsophagien; *vs*, vésicule copulatrice.

Organes des sens. — Nous avons déjà mentionné les récepteurs céphaliques des Echinisciens qui, à en juger par leur diversité morphologique, doivent être en rapport avec des perceptions variées la papille qui se trouve habituellement à la base du pied IV a sans doute aussi une valeur sensorielle. Le cerveau porte souvent deux petites taches

oculaires, constituées par une seule cellule pigmentée en noir (*Macrobioti*) ou en rouge (la plupart des *Echinisci*), qui rappelle tout à fait l'œil des Vers inférieurs; les espèces aveugles ont du reste exactement le même genre de vie que les oculées. Contrairement à l'opinion des auteurs, j'estime que la présence ou l'absence d'yeux est presque toujours un bon caractère spécifique.

Tube digestif. — Le tube digestif comprend trois parties : une antérieure d'origine ectodermique (tube buccal + bulbe + œsophage), une moyenne endodermique à épithélium sans cuticule, et une postérieure (rectum), d'origine ectodermique.

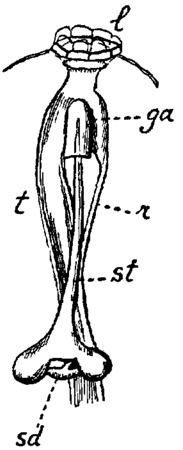


FIG. 7. — Vue de profil d'un tube buccal de *Macrobiotus* : *ga*, gaine de la pointe du stylet; *l*, lamelles péribuccales; *r*, baguette de renfort; *sd*, support dentaire; *st*, stylet; *t*, tube buccal.

L'intestin antérieur débute par la bouche terminale (fig. 4) ou un peu ventrale (fig. 12), entourée d'anneaux chitineux ou de lamelles; elle peut se fixer sur les corps étrangers à la manière d'une ventouse; puis vient un *tube buccal* cylindrique, large ou à lumière presque capillaire, qui se termine à l'intérieur du bulbe par trois tubérosités dénommées *apophyses*, dont l'une est dorsale et les deux autres latéro-ventrales. De chaque côté du tube buccal, il y a un stylet perforant, dont la pointe abritée par une courte gaine (fig. 7), peut pénétrer dans la cavité buccale et faire saillie au dehors; les stylets, formés de chitine et de calcaire, présentent deux formes : ou bien ce sont des aiguilles droites, à peine épaissies à leur bout caudal, simplement mues par un muscle protracteur et un rétracteur (*Echiniscus*, fig. 21), ou bien ce sont des sortes de poignards dont l'extrémité caudale forme deux grosses saillies (*furca*); dans le creux de celle-ci s'engage la tête d'une baguette de support qui à l'autre bout s'insère sur le tube buccal (*Macrobioti* et quelques *Echinisci*); de nombreux muscles fonctionnant comme protracteurs et rétracteurs actionnent les stylets. Du côté ventral du tube buccal, on voit, surtout dans le genre *Macrobiotus*, une baguette de renfort dont la fig. 7 montre bien la disposition.

Le tube buccal est flanqué à droite et à gauche de grosses *glandes rostrales* débouchant dans la cavité buccale au niveau de l'orifice qui donne passage à la pointe des stylets; dans l'intervalle des mues, ces glandes, qui fonctionnent peut-être comme organes diastasiques, montrent de grandes vacuoles à réaction faiblement acide (pH entre 6,5 et 6,8); mais après le rejet des stylets, elles changent d'aspect, deviennent compactes et sécrètent les stylets de remplacement (fig. 11, III).

Le bulbe a la forme d'un ovoïde plus ou moins allongé (très allongé

chez *Milnesium* et certains *Diphascon*, fig. 94, 95, 96, 98) et fonctionne comme pompe aspirante et foulante; sa cavité très réduite dessine en coupe transverse trois branches à 120° (fig. 8); la cuticule qui la tapisse présente au fond des trois poches un épaississement continu chez les *Echinisci*, tandis que chez les *Macrobioti*, c'est près de la cavité centrale que se trouve, sur les faces opposées de chaque poche, un épaississement beaucoup plus marqué et discontinu; ces formations cuticulaires, toujours bien visibles et présentant des variétés sans nombre, ont une importance considérable pour la détermination des espèces; elles apparaissent sous l'aspect de trois paires d'alignements de bâtonnets (fig. 42, 44, 47) ou de granules (*bacilla* ou *macroplacoïdes*), suivis souvent d'un petit granule (*comma* ou *microplacoïde*); les apophyses du tube buccal alternent avec les trois paires d'alignements; les placoïdes ont sans doute une fonction mécanique de consolidation. La masse du bulbe est constituée par trois bandes longitudinales de cellules épithéliales, correspondant aux angles de la cavité, alternant avec des cellules épithélio-musculaires dont les fibres sont en direction radiale et s'insèrent sur les angles saillants entre les trois poches (fig. 8).

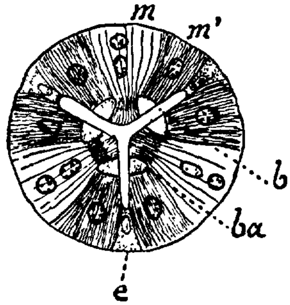


Fig. 8 — Coupe transverse du bulbe pharyngien, *Macrobiotus Hufelandi* : *b*, cavité interne du bulbe; *ba*, baguette chitineuse; *e*, cellule épithéliale; *m* et *m'*, secteurs de cellules épithélio-musculaires à un ou deux noyaux.

Après un court œsophage post-bulbaire vient l'intestin moyen, plus ou moins lobé, tapissé de grosses cellules qui, au moment d'une digestion, sont colorées en brun ou en jaune par les produits absorbés; leur réaction est nettement alcaline (pH entre 8,4 et 8,7). A la limite de l'intestin moyen et du rectum, il existe (chez les *Macrobioti* seulement, fig. 6) trois glandes massives ou allongées, une dorsale et deux latérales (*vasa Malpighii*), qui pourraient bien être des organes d'excrétion.

Habituellement les Tardigrades aquatiques ou terrestres se nourrissent du contenu de cellules à chlorophylle dont ils percent la paroi avec leurs stylets et aspirent le suc; il est très fréquent de voir l'intestin moyen rempli d'une purée verte qui, après l'action des sucs digestifs, tourne au jaune et au brun. Parfois, mais assez rarement, on a vu des Macrobiotes et des Milnésies sucer des Rotifères ou des Nématodes. *Milnesium*, par contre, est normalement carnivore; il a du reste une organisation buccale notablement différente de celle des Tardigrades végétariens; il attaque des Rotifères ou des Macrobiotes, dont on retrouve les pièces dures (mastax, bâtonnets bulbaires) dans l'intestin moyen. L'unique espèce parasite (*Tetrakentron synaptae*) se nourrit aux dépens de son hôte.

Chez les Echinisciens, la défécation coïncide avec la mue, l'intestin se

vidant dans la vieille cuticule, tandis que chez les Macrobiotes le rejet des résidus alimentaires peut se produire en tout temps.

Cavité générale et globules libres. — La cavité générale renferme un liquide incolore tenant en suspension de nombreuses cellules libres, bourrées de granulations, qui semblent bien jouer le rôle de réserves. Chez quelques *Macrobiotus* (*coronifer* et autres) les globules sont plus ou moins fortement colorés en jaune ou même en rouge par un caroti-noïde. Il ne paraît pas que ces globules présentent de mouvements amiboïdes, ce qui autorise à les considérer comme une sorte de tissu adipeux dissocié, dont les éléments isolés peuvent se diviser.

Chez les *Echiniscus* rouges, le liquide cavitaire, outre les globules incolores, est rempli de granulations rouges, non incluses dans des cellules, qui se déplacent lors des mouvements du corps.

Respiration et excrétion. — Les échanges gazeux se font à travers l'enveloppe du corps, les Tardigrades actifs étant très sensibles à la privation d'oxygène; lorsqu'on place un Tardigrade dans l'eau sous une lamelle, le bord étant entouré d'huile, l'animal ne tarde pas à tomber dans un état spécial d'asphyxie : il s'immobilise, le corps se gonfle d'eau, de sorte qu'il devient remarquablement transparent, ce qui est très commode pour l'étude; parfois, même après plusieurs jours d'asphyxie, il peut revenir à l'état normal si l'on aère le liquide, mais d'ordinaire la mort ne tarde pas à survenir.

Il n'y a pas d'appareil circulatoire, les mouvements du corps produisant un brassage incessant du liquide cœlomique et des globules en suspension.

L'excrétion de particules solides de déchet semble être dévolue aux glandes salivaires, à l'épithélium de l'intestin moyen et aux glandes rectales de Malpighi; dans des expériences de coloration vitale au trypanbleu, on constate que les glandes salivaires prennent fortement la couleur et s'en débarrassent ensuite en la rejetant au dehors, lors de la mue buccale. Enfin les cellules épidermiques, au moins celles qui constituent des zones granuleuses annulaires (*Macrobiotus Hufelandi*), fortement pigmentées en brun chez quelques espèces (*Hypsibius Oberhaüseri*, fig. 66) prennent également les colorants vitaux et jouent le rôle de reins d'accumulation temporaires.

Organes génitaux. — Les sexes sont constamment séparés; la gonade unique (fig. 6, 16) est un sac placé dorsalement au-dessus du tube digestif, l'extrémité antérieure étant rattachée au tégument dorsal par des filaments suspenseurs. Chez le mâle, à l'extrémité caudale de la gonade (fig. 12), il y a deux canaux déférents qui contournent l'intestin pour aboutir au gonopore ventral; chez la femelle, il n'y a qu'un seul oviducte

qui contourne l'intestin soit à droite soit à gauche (fig. 16). Chez les Echinisciens, le gonopore est un peu au-dessus de l'anus, tandis que chez les Macrobiotes, l'organe génital débouche sur la paroi ventrale du rectum, qui de ce fait prend la valeur d'un cloaque. Chez les femelles des Macrobiotes, il existe un petit réceptacle séminal qui s'ouvre ventralement dans le rectum, à côté de l'oviducte; il est rempli de spermatozoïdes immobiles et comme agglutinés. C'est dans l'ovaire même que les œufs se revêtent d'une coque souvent ornée, dont les ornements jouent un rôle important dans la détermination des espèces; mais dans l'ovaire, ceux-ci, par suite de la compression réciproque des œufs, sont aplatis et peu visibles; ce n'est que lorsque les œufs libérés prennent la forme de sphères ou d'ovoïdes réguliers que se déploie l'ornementation de la coque. Les mâles qui sont parfois très rares ou inconnus chez diverses espèces (*Milnesium*, *Echiniscus* et *Pseudechiniscus*) sont tantôt de la même taille que la femelle, tantôt notablement plus petits (*Hypsibius megalonyx*, fig. 9, *Milnesium*); il est très rare qu'il y ait des caractères sexuels externes : les mâles de l'*Hypsibius megalonyx* et de *Milnesium* ont une griffe modifiée sur le pied I (fig. 86).

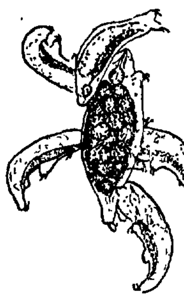


Fig. 9. — Copulation de l'*Hypsibius megalonyx* Thul. : 5 mâles sont accrochés à une femelle (d'après W. v. Wenck).

On connaît deux modes de fécondation : 1° une interne, les spermatozoïdes filiformes pénétrant par le cloaque dans l'ovaire; c'est le cas des espèces à œufs pondus isolément et revêtus d'une coque ornée, dont la formation ne peut être que postérieure à l'entrée du spermatozoïde dans l'œuf; 2° une externe chez quelques espèces aquatiques qui pondent dans la mue qu'elles abandonnent: les mâles (fig. 9) s'accrochent à la vieille cuticule, injectent leurs spermatozoïdes à l'intérieur de celle-ci par l'orifice cloacal; les œufs nus sont alors pondus dans la mue et les spermatozoïdes se rassemblent autour d'eux; immédiatement après la fécondation, l'œuf s'entoure d'une membrane lisse (*Hypsibius megalonyx*).

La ponte a lieu de deux façons différentes : 1° ponte d'œufs lisses, à mince membrane vitelline, au moment d'une mue (*Parechiniscus*, *Echiniscus, Pseudechiniscus, Milnesium,* la plupart des *Hypsibius*); on trouve alors dans la mue abandonnée un nombre variable d'œufs, depuis 1 jusqu'à 30 (fig. 18, 24, 77, 84, 88, 91, 95); 2° les œufs, à coque épaisse presque toujours revêtue d'ornements variés, sont pondus isolément ou par petits amas (*Echiniscoides*, *Macrobiotus*, quelques *Hypsibius*); chez quelques espèces aquatiques de ce dernier groupe (*Macrobiotus hastatus* et *Pullari*), il y a une tendance manifeste à déposer les œufs à l'intérieur d'objets creux, mues de pattes d'Insectes, mues d'Acariens, coquilles vides de Daphnies ou de Cypris. Il semble que la période de reproduction

et de ponte débute vers la fin de l'hiver et s'étend sur quelques semaines.

ONTOGÉNIE

La segmentation totale et égale aboutit à une blastula à très petite cavité centrale, dont la paroi est formée de hautes cellules à noyau péri-

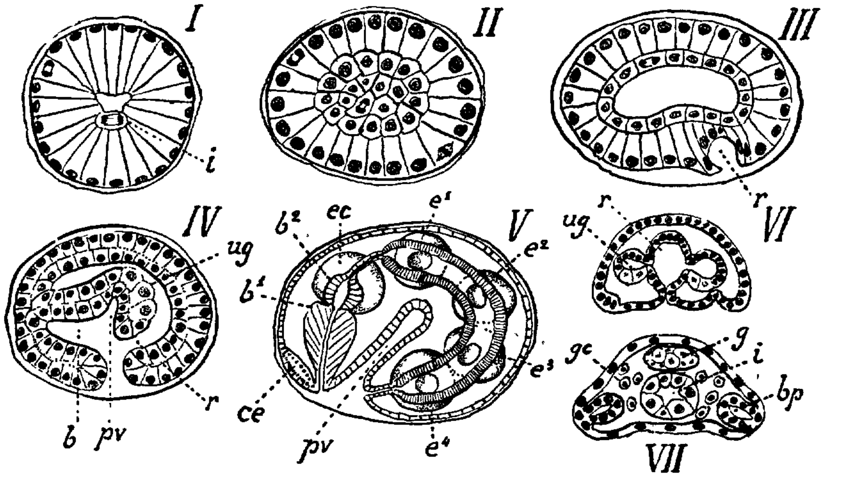


Fig. 10. — Développement d'un *Hypsibius* (d'après Marcus) : I, blastula au début de la formation de l'endoderme; la première cellule endodermique (*i*) est en mitose. — II, gastrula avec amas endodermique central. — III, coupe sagittale d'un embryon; l'endoderme est creusé d'une cavité archentérique; *r*, invagination proctodéale. — IV, coupe sagittale d'un embryon plus âgé : *b*, invagination stomodéale; *pv*, pli ventral; *r*, proctodeum; *ug*, cellules génitales primordiales. — V, section sagittale schématique : b^1, ébauche de la région des glandes buccales et des stylets; b^2, bulbe pharyngien; *ce*, ébauche du cerveau; e^1, e^2, e^3, e^4, les 4 entérocœles du tronc ; *ec*, entérocœle céphalique; *pv*, pli ventral. — VI, coupe transverse passant par la 4^e paire d'entérocœles du tronc; *r*, rectum; *ug*, cellules génitales primordiales; ébauche du pied IV. — VII, coupe transverse un peu antérieure à la précédente, chez un embryon plus âgé : *bp*, bulbe pédieux du pied III; *g*, gonade; *gc*, globules cavitaires; *i*, intes tin moyen.

phérique. La formation de l'endoderme se fait par délamination, quelques blastomères ayant un fuseau de division en direction radiale, d'où production de cellules internes endodermiques; celles-ci se divisent et l'endoderme comble le blastocœle; quand il y a environ 50 à 60 cellules, une cavité apparaît au centre de l'amas endodermique, qui prend la figure d'un épithélium limitant la cavité de l'intestin primitif.

L'embryon tend à s'incurver et, sur la face ventrale, se dessine une invagination proctodéale qui se met bientôt en communication avec l'ar-

chentéron; dès ce stade, on distingue, près de la communication, des cellules endodermiques qui ont un aspect particulier : ce sont les cellules germinales primordiales. L'incurvation s'accentue et du côté ventral apparaît une autre invagination, cette fois stomodéale, qui comprime en avant la cavité de l'archentéron de sorte que celle-ci s'étend à droite et à gauche pour former des sacs cœlomiques céphaliques. Outre ces deux sacs se développent aussi, sur la paroi de l'intestin moyen, quatre paires d'entérocœles. A part les 4es, sur le sort desquels nous allons revenir, tous ces sacs cœlomiques n'ont qu'une existence temporaire : leur paroi se désagrège et donne les cellules flottantes de la cavité générale, ainsi que les cellules musculaires; quant aux quatrièmes sacs, sur la paroi ventrale desquels ont passé les cellules germinales primordiales, ils persistent, se rapprochent l'un de l'autre du côté dorsal et se fusionnent finalement pour former la gonade impaire; la gonade, à son tour, émet ventralement l'oviducte ou les canaux déférents.

Le cerveau et les ganglions de la chaîne ventrale apparaissent comme des épaississements profonds de la paroi ectodermique. Le stomodaeum qui s'est mis en relation avec l'intestin moyen se différencie en trois régions : la partie rostrale donne le tube buccal et les glandes salivaires dans lesquelles se forment stylets et musculature; la seconde portion est le bulbe, la troisième le court œsophage. La limite de l'intestin moyen et du proctodaeum est marquée par les glandes de Malpighi, d'origine ectodermique.

Ce développement, qui dure de 5 jours à un mois suivant la température et l'espèce, se termine par l'éclosion : le jeune Tardigrade perfore la coque avec ses stylets buccaux et sort; son volume, par suite d'absorption d'eau, augmente considérablement. Le jeune Macrobiote ne diffère en rien d'un adulte, sauf en ce qui concerne la taille, l'état des gonades et quelques détails dans la forme des bâtonnets bulbaires, mais les *Echinisci* n'ont à la naissance qu'une cuirasse rudimentaire et subissent au cours des mues une notable métamorphose; les jeunes n'ont longtemps que deux griffes (fig. 25) et ne possèdent pas tous les appendices dorsaux et latéraux des adultes; seul, le cirre A existe constamment. L'augmentation de taille se produit par grossissement cellulaire, non par division.

Mue. — La mue présente la particularité de se faire en deux temps; environ 6 jours avant la mue générale, les parties buccales (stylets et revêtement chitineux de l'intestin antérieur) sont rejetées au dehors (fig. 11, I) par la bouche, qui se ferme ensuite (stade *simplex*), de sorte que le Tardigrade ne peut plus manger pendant quelques jours. Le bulbe et l'intestin antérieur se rétractent fortement dans le corps; les deux glandes buccales sécrètent ensuite deux nouveaux stylets (fig. 11, III); les parties rejetées se reforment et les anciens muscles s'attachent sur les

nouveaux organes. Un ou deux jours après cette néoformation se produit la mue de la cuticule du corps, des griffes et de la cuticule de l'intestin terminal; l'animal réduit son volume soit par le rejet d'excréments ou d'œufs, soit par contraction des muscles; les nouvelles griffes sont préparées avant la mue par le bulbe pédieux (fig. 5): La bouche redevient fonctionnelle.

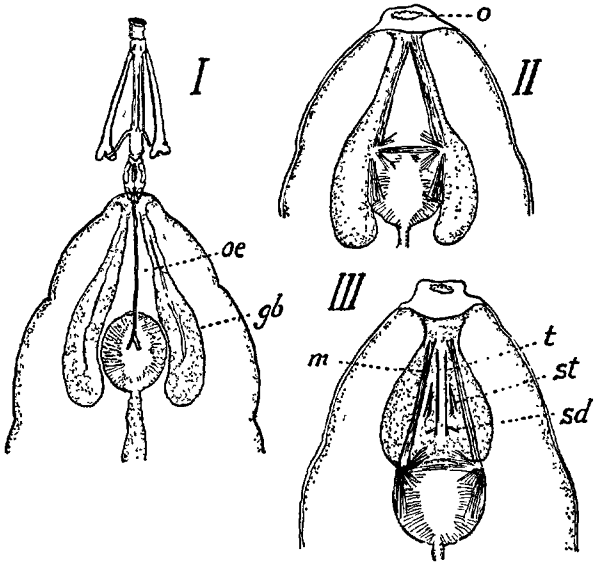


Fig. 11. — Première phase de la mue, *Macrobiotus Hufelandi* (d'après Marcus) : I, rejet par la bouche des parties cuticulaires de l'intestin antérieur; *gb*, glande buccale; *œ*, cuticule de l'œsophage. — II, fermeture de la bouche (*o*), après le rejet. — III, les glandes buccales ont passé au-dessus du bulbe et commencent à reformer le tube buccal (*t*), les supports dentaires (*sd*), les stylets (*st*); *m*, muscle protracteur du stylet.

Le nombre des mues, qui du reste pourrait varier suivant les espèces, n'est pas connu avec certitude; le chiffre de 6, souvent indiqué, n'est que probable.

ETHOLOGIE

Habitat des Tardigrades. — Les Tardigrades vivent dans la mer, dans l'eau douce et sur terre; il n'est pas douteux que l'habitat marin est primitif; les formes dites terrestres (qui vivent en réalité dans un mince film d'eau) dérivent forcément d'espèces franchement aquatiques; les genres cuirassés *Echiniscus, Bryodelphax, Pseudechiniscus* ont dû apparaître dans le milieu des Mousses et Lichens puisque c'est leur habitat exclusif.

Parmi les formes marines, *Batillipes* vit dans le sable littoral sous quelques centimètres à 3 mètres d'eau; *Echiniscoides* se trouve dans le gazon court des *Enteromorpha*; une seule espèce, *Tetrakentron synaptae,* est parasite externe sur les tentacules péribuccaux de *Leptosynapta Galliennei.*

Il y a en France 7 espèces d'eau douce (*Macrobiotus* et *Hypsibius*), remarquables généralement par des griffes assez longues et par la faible épaisseur des bâtonnets bulbaires; la cuticule est mince. J. Murray a trouvé beaucoup de Tardigrades dans la lisière moussue des lacs d'Ecosse,

entre les niveaux inférieur et supérieur de l'eau (grève inondable de Forel).

Les terrestres se rencontrent dans des Lichens (*Xanthoria*, *Parmelia*, *Cladonia*, *Collema*), des Hépatiques (surtout *Frullania*), des Mousses variées (Hypnacées, Bryacées, Grimmiacées), aussi dans des Phanérogames formant des rosettes comme les Saxifrages et les Silènes des montagnes, ou des gazons serrés, habitats où l'humidité se conserve longtemps. Si les Tardigrades sont surtout connus des régions nordiques ou tempérées, cela tient certainement à des conditions d'humidité.

Dans un paquet de Mousse ou de Lichen, le nombre des individus et des espèces que l'on peut trouver est extrêmement variable : un morceau de *Grimmia pulvinata*, gros comme une petite noix, poussant sur un toit de tuiles, logeait des centaines de Tardigrades; il n'y a jamais rien ou presque rien dans les *Polytrichum*, dans les grosses masses d'*Hypnum* qui poussent au pied des arbres dans les forêts humides, dans le Lichen ramifié *Evernia prunastri* Ach. qui est fréquent sur les troncs d'arbres fruitiers, pas plus que dans le sable des gouttières, que l'on indique dans les livres de seconde main comme l'habitat normal des Tardigrades. Dans les villes, les petits paquets de Mousse des toits et des murs (*Barbula*, *Orthotrichum*) sont le plus souvent extrêmement pauvres, ce qui est en rapport sans doute avec les produits nocifs renfermés dans les fumées ou la poussière. Les Mousses et Lichens les plus riches en Tardigrades sont ceux qui poussent en lame mince sur des troncs d'arbres ou des rochers secs, des murs en pierres sèches exposés en plein soleil, sur des toits de chaume à la campagne; on est à peu près certain de trouver des genres variés en recueillant les *Xanthoria* jaunes des arbres et des rochers ou les *Frullania* qui marquent l'écorce de taches noir-verdâtre.

Le mélange d'espèces est fréquent : j'ai trouvé jusqu'à une dizaine d'espèces différentes d'Echinisciens et de Macrobiotes dans des Hépatiques (*Frullania*), dans des Hypnacées (*Hypnum*, *Hylocomium*) et Bryacées (*Dicranum*) poussant en mélange, et dans une poignée de *Cladonia rangiferina* (Vosges, 1.100 m.).

Ennemis et parasites. — Il est possible que, dans le microcosme des Mousses, les Tardigrades soient la proie des petits Arthropodes qui cohabitent avec eux, mais ce n'est pas autrement certain; Rahm (1921) rapporte que des Nématodes carnassiers (*Mononchus*) cherchent à s'emparer d'espèces non cuirassées comme Macrobiotes et Milnésies, les *Echinisci* cuirassés restant indemnes. Enfin les Tardigrades ou leurs œufs sont parfois attaqués par des Rhizopodes (Difflugies et Amibes).

Les parasites sont très rares : Richters (1902) a vu une épidémie de « *Nosema* » dans une colonie de *Macrobiotus intermedius*, la cavité générale étant bourrée de petits corps réfringents ovoïdes, et aussi dans une colonie de *Diphascon spitsbergense* du Spitsberg; pour ma part, j'ai trouvé ce parasite, ou un analogue, chez *Macrobiotus Hufelandi*. Reukauf

(1912) signale un Champignon? (*Macrobiotophthora vimariensis*) infectant *Hypsibius Dujardini.* Enfin, j'ai rencontré un *Echiniscus spinulosus* presque entièrement recouvert de petits corps fusiformes, réfringents, ressemblant à des sporokystes de Grégarines, fixés sur la cuticule; il n'y en avait pas à l'intérieur du corps.

Périodes de vie inactive. — La plupart des Tardigrades passent les périodes de sécheresse dans un état de vie latente ou *anabiose;* déterminé soit par la dessiccation graduelle du milieu, soit peut-être aussi par le manque d'oxygène. Le corps se contracte régulièrement (forme en tonneau) en présentant de forts sillons transverses; certaines espèces peuvent rester plus de 6 ans en cet état de dessiccation complète, sans perdre la faculté de revenir à la vie par absorption d'eau; plus longtemps a duré l'état de momie, plus long est le temps qu'il faut attendre pour voir l'animal sortir du sommeil.

Le retour à la vie active est très rapide : lorsqu'on place dans de l'eau aérée un Tardigrade desséché dans des conditions convenables (entre lame et lamelle, entouré de petites pierres ou de brins de mousse qui protègent contre la pression de la lamelle), le corps se gonfle, les organes reprennent leur apparence normale, et on aperçoit des mouvements en moyenne après une demi-heure d'imbibition. On ne sait pas si un même individu peut être desséché un très grand nombre de fois, les périodes de vie latente étant séparées par des périodes de vie active, mais c'est assez probable. La résistance des individus desséchés depuis plusieurs mois est extraordinaire : le traitement par l'air sec à haute température (96°), l'air liquide, l'hydrogène ou l'hélium liquide (— 272° pour l'hélium), l'alcool absolu, l'éther, les acides forts en solution au millième, le vide poussé aussi loin que possible, n'empêchent pas la reviviscence, au moins chez quelques individus.

On désigne sous le nom d'enkystement un phénomène observé plusieurs fois, mais encore mal connu, qui est la rétraction et l'immobilisation d'un Tardigrade à l'intérieur de sa cuticule ancienne; celle-ci reste visible comme une mue arrêtée en cours; il est probable qu'il y a aussi dessiccation, mais peut-être moins accentuée que dans la forme en tonneau. L'*Hypsibius megalonyx* présente un enkystement très particulier, qui sera décrit à propos de cette espèce.

Durée de la vie. — D'après des observations portant sur des Tardigrades en culture, on estime que leur vie active peut excéder 18 mois; mais la vie totale possible est beaucoup plus longue, s'il s'intercale des périodes de dessiccation, séparées par de courtes périodes de vie active; une durée d'une soixantaine d'années ne paraît pas hors de vraisemblance.

Dissémination. — Comme pour les autres animaux des Mousses, le vent est évidemment le grand agent de dissémination en transportant des

œufs ou des individus desséchés; j'ai trouvé quatre espèces de Tardigrades (deux Macrobiotes, un *Echiniscus*, un *Milnesium*) dans de petites plaques de Lichens jaunes (*Xanthoria parietina* Acharius et *X. lychnea* Fries), poussant au sommet d'une tour de cathédrale haute d'environ 60 mètres; il y a des Tardigrades à l'extrême sommet de montagnes élevées. L'examen d'un monument isolé a montré que 23 ans après l'érection de celui-ci, les mousses poussant sur les pierres hébergeaient 5 espèces de Tardigrades (Heinis, 1928).

Les nombreux Arthropodes qui fréquentent les Mousses, ainsi que les Hélicides qui montent aux arbres (*Fruticicola villosa* Stud., *Helicigona lapicida* L.) peuvent accrocher des Tardigrades sur leurs téguments, comme l'a remarqué Heinis (1910), et les transporter sur d'autres Mousses. Il est possible que de grandes pluies, en lavant les paquets de Muscinées et de Lichens, entraînent des œufs isolés ou des mues pleines d'œufs, qui s'arrêteront sur d'autres touffes placées plus bas, mais ce doit être rare, en raison des appareils d'accrochage dont sont pourvus les Tardigrades et leurs œufs; il est certain que les Amibiens, Rotifères et Nématodes des mousses sont beaucoup plus aisément disséminés que les Tardigrades.

On conçoit que ce procédé de dissémination doit entraîner des pertes formidables : pour que les œufs de quatre espèces différentes aient été apportés par le vent sur de petites plaques de *Xanthoria* d'un clocher, dans l'exemple cité au début de ce paragraphe, que de millions d'œufs doivent tomber sur la terre ou dans l'eau! Il est presque inconcevable qu'il soit si facile de trouver des Tardigrades et surtout qu'ils présentent des rapports de fréquence avec certains supports : ainsi j'ai étudié systématiquement 40 échantillons de *Xanthoria* poussant sur des troncs d'arbres ou des murs, dans des régions très diverses; j'y ai trouvé 33 fois *Hypsibius Oberhäuseri* et 15 fois *Milnesium*, espèces que l'on rencontre aussi, mais beaucoup plus rarement, dans des Hépatiques, des Mousses et d'autres Lichens non jaunes. Il a donc fallu que par l'intervention du vent ou de la pluie, 33 plaques de *Xanthoria* sur 40 aient reçu au moins deux œufs de sexe différent de l'*H. Oberhäuseri*, et 15 une ponte de *Milnesium*, ce qui est vraiment extraordinaire.

Distribution géographique. — Beaucoup d'espèces sont des cosmopolites qui vivent partout où il y a des Mousses et des Lichens, c'est-à-dire dans les plaines et les montagnes tempérées et froides, les Mousses des tropiques (J. Murray et Richters) étant relativement pauvres. Bien des espèces sont connues sur la terre entière, de l'arctique à l'antarctique, comme l'ubiquiste *Macrobiotus Hufelandi*.

On peut donc prévoir qu'en France la géonémie des Tardigrades ne présentera que très peu d'intérêt : tout ce que l'on peut dire, c'est qu'il y a des espèces abondantes que l'on trouve à peu près partout, des espèces incontestablement rares dont on ne connaît qu'une station, et des inter-

médiaires entre ces cas extrêmes; il est possible que parmi les espèces très rares, il y en ait d'origine récente qui n'ont pas encore eu le temps d'être disséminées à distance (hypothèse de WILLIS dans « Age and Area »). Je ne connais pas de reliques glaciaires certaines.

Recherche et étude des Tardigrades. — Pour les Tardigrades terrestres, il faut tout d'abord recueillir des Mousses, des Lichens ou des Hépatiques, que l'on garde bien à sec dans une enveloppe de papier jusqu'au moment de l'examen. On les place dans de grandes coupes de porcelaine et on les recouvre d'eau; on peut agiter et briser les morceaux. Au bout de quelques heures, on exprime fortement avec la main, comme on ferait d'une éponge, la masse végétale et on la rejette : toute la petite faune muscicole est dans l'eau de la coupe. On centrifuge alors à la main et on laisse reposer; au bout d'une demi-heure on décante doucement l'eau clarifiée; c'est dans le sédiment qui reste au fond de la coupe que se trouvent tous les Tardigrades de l'échantillon. Avec le bout du doigt, on prend une grosse goutte du fin sédiment, sans graviers qui gêneraient l'examen; on l'étale sur une large lame de verre, on recouvre d'une lamelle et on parcourt la préparation à un faible grossissement : on voit alors des Rotifères presque toujours nombreux, des Amibiens nus ou à carapace, des Nématodes, parfois des Acariens et des Collemboles, et enfin des Tardigrades vivants ou asphyxiques. Quand on a repéré un Tardigrade, on l'examine à de forts grossissements, en le séparant, par des secousses imprimées à la lamelle, des particules qui pourraient le masquer; on analyse ses différents caractères, présence ou absence d'yeux, constitution des griffes, du squelette bulbaire, de la cuticule, etc., qui sont les bases des déterminations générique et spécifique. S'il faut l'immobiliser ou voir des détails avec une grande précision, on dépose sur le bord de la lamelle une goutte d'une solution aqueuse concentrée de potasse caustique, sans perdre de vue le Tardigrade qui peut être plus ou moins déplacé par les courants; lorsqu'il est atteint par le liquide alcalin, il est immédiatement tué en extension et il ne reste de visible, avec une netteté parfaite, que les parties chitineuses. En instillant de la glycérine sous la lamelle, la préparation lutée peut être conservée pendant des années et permettre de nouveaux examens. Par cette méthode simple, il est possible d'examiner rapidement un grand nombre d'échantillons de Mousses. On peut aussi rechercher les Tardigrades à la loupe binoculaire dans un verre de montre renfermant un peu de mousse et d'eau; ils apparaissent d'un blanc opaque en lumière réfléchie, et avec un peu d'adresse, on les enlève avec une barbe de plume ou une pipette capillaire pour les transférer dans un fixatif. MARCUS recommande la fixation par le formol à 4 % neutralisé; un bon fixatif (utilisé aussi pour les Nématodes) est un mélange d'acide acétique (1 partie), d'alcool absolu (1 partie), de sublimé à saturation dans l'eau (3 parties). On colore en masse avec l'Hämalaun

ou l'hématoxyline ferrique (les carmins ne réussissent pas); après différenciation, on passe à l'essence de girofle et au baume.

Pour faire des coupes, on place sur un porte-objet paraffiné une goutte de collodion-essence de girofle, dans laquelle on introduit le Tardigrade préalablement coloré; lorsque la goutte s'est solidifiée à la surface, on place le porte-objet dans du chloroforme auquel on ajoute du bleu de méthylène pulvérisé; la goutte colorée en bleu se durcit, se sépare du porte-objet et on peut l'inclure dans la paraffine.

On peut garder en vie des Tardigrades isolés dans des verres de montre avec un peu d'eau et un brin de Mousse (celle où l'on a trouvé les Tardigrades) soigneusement lavé, pour ne pas introduire d'ennemis. Marcus a pu conserver en culture des Echinisciens, Milnésies et Macrobiotes pendant un temps variant de 12 semaines à 16 mois; le *Batillipes mirus* est gardé dans un petit récipient de 50 cm^3 avec 1/3 de sable et 2/3 d'eau salée, l'*Echiniscoides* dans de l'eau de mer avec *Enteromorpha*.

Bibliographie, détermination et nomenclature. — Bien que les Tardigrades soient un très petit groupe, la bibliographie qui les concerne ne laisse pas d'être assez considérable (190 numéros); comme d'habitude, elle est dispersée dans toutes sortes de recueils, dont quelques-uns sont très peu répandus et difficiles à trouver. Heureusement que tout ce qui se rapporte à la classe vient d'être rassemblé d'une façon fort complète par E. Marcus dans un gros volume du Bronns Tier-Reich, Bd V, Abt. IV, Buch 3, 608 pages avec 398 figures dans le texte et 1 planche en couleurs hors texte (Leipzig, 1929). Comme ce travail sera désormais indispensable à qui voudra étudier les Tardigrades d'une façon approfondie ou accroître nos connaissances sur ce groupe, il m'a paru tout à fait inutile de publier à nouveau la bibliographie qui y figure; le lecteur, en cas de besoin, voudra bien s'y reporter.

Dans la partie systématique, Marcus a eu la bonne idée, étant donné qu'il a écrit un livre documentaire destiné à remplacer les ouvrages antérieurs, d'énumérer *toutes* les espèces, bien ou mal décrites, sans essayer d'établir de synonymies; on pourra donc se reporter aux descriptions du Bronn, si on n'arrive pas à une détermination certaine avec celles du présent fascicule de la Faune de France.

Les Tardigrades sont très difficiles à déterminer et même d'excellents observateurs ont fait des erreurs de détermination; aussi la distribution géographique est-elle souvent incertaine, surtout pour les espèces aquatiques; il y a presque autant d'espèces nommées que de formes figurées mais laissées provisoirement sans nom et désignées seulement par un numéro. A vrai dire, on ne peut être tout à fait sûr d'un nom que lorsqu'on étudie une population, c'est-à-dire un certain nombre d'exemplaires habitant le même échantillon de Mousse, qui ont donc toutes chances d'être apparentés les uns aux autres; on se rend compte alors de la varia-

tion intra-spécifique, qu'elle soit d'origine mutative ou bien due à l'âge, à une phase de la mue ou à quelque autre cause. Dans le cas d'espèces à œufs libres, la trouvaille de ceux-ci permettra d'affirmer une détermination avec une complète certitude, parce que les ornements de la coque sont si caractéristiques et si différents d'un type à l'autre qu'il ne peut y avoir d'hésitation; il y a même une espèce (*Macrobiotus recens*) qui ne peut être séparée d'*Hufelandi* que par l'examen de l'œuf.

Il est nécessaire, je crois, avant de déterminer des Tardigrades, de faire un apprentissage; en examinant, comme il a été indiqué plus haut, la faune de *Xanthoria* ou de *Frullania,* on trouvera presque à coup sûr plusieurs espèces faciles à déterminer, et on pourra se rendre maître de la petite nomenclature nécessaire pour pouvoir se servir de la table dichotomique et comprendre les descriptions.

Dans mes définitions d'espèces, j'ai cherché à n'user que de caractères d'une parfaite netteté, permettant de répondre par oui ou par non; j'ai laissé de côté, le plus possible, les caractères de plus ou de moins ou de longueur relative d'appendices dont l'appréciation est trop difficile. J'ai décrit et représenté les 47 espèces que j'ai vues en France (exactement la moitié de celles qui sont connues en Europe); quant à celles que je n'ai pas trouvées, mais qui ont été signalées dans des pays voisins et pourraient se rencontrer dans notre pays, je me suis borné à une diagnose sommaire et je renvoie pour leur figuration à l'ouvrage de Marcus.

En ce qui concerne la nomenclature, j'ai rejeté en synonymie avec un point d'interrogation ou supprimé les noms accolés à des descriptions insuffisantes ou ambiguës qui, en fait, peuvent convenir à plusieurs espèces : par exemple, R. Greeff (1866) a décrit et figuré d'une façon complète pour son temps un *Macrobiotus tetradactylus,* mais ce qu'il en dit s'applique suffisamment au moins à deux espèces : une définie par Thulin (*pallidus*) et une autre (*scabropygus*) par moi; j'ai jugé bon de faire disparaître le nom donné par Greeff. On ne sortira de l'inexprimable gâchis dans lequel se débattent les zoologistes de notre époque qu'en rajeunissant résolument la nomenclature qui ne doit plus être encombrée de noms incertains sur l'attribution desquels on peut discuter indéfiniment.

PLACE DES TARDIGRADES DANS LA SÉRIE

Pour intercaler parmi d'autres groupes un phylum difficile à classer, on se base naturellement sur la présence d'organes semblables paraissant homologues, c'est-à-dire exigeant une transmission continue à partir d'un ancêtre commun; malheureusement on n'a guère de critère pour distinguer ce qui est convergence et ce qui est ressemblance homologique. Dans le cas des Tardigrades, la difficulté est encore accrue par l'absence de cœur,

de rein défini, d'appareil respiratoire, corrélative sans doute à leur petite taille, ce qui restreint les possibilités de comparaison. En fait, on a tenté de les rapprocher des Gastrotriches, des Rotifères, des Nématodes [1], des Annélides Chétopodes, des Arthropodes, et parmi ces derniers, des Linguatulides [2], des Onychophores [3], des Acariens, des larves d'Insectes, en les regardant tantôt comme des formes primitives, tantôt comme des formes dégénérées.

Dans la recherche des affinités, il me paraît qu'il faut attribuer une importance primordiale aux caractères histologiques; qu'y a-t-il de plus constant et de plus révélateur des parentés que la striation des muscles, la cuticule chitineuse et l'absence de cils vibratiles chez les Arthropodes, que la présence de nématocystes chez les Cnidaires? Le plan de structure (métamérisé ou non) doit venir en seconde ligne, ainsi que la considération du milieu habité primitivement par le groupe. Or les Tardigrades présentent nettement des caractères histologiques et structuraux qui sont arthropodiens (absence totale de cils vibratiles, cuticule de chitine et mue, métamérisation intéressant la peau, le système nerveux en échelle et le système musculaire); les muscles, il est vrai, sont lisses, mais ce caractère se retrouve dans ce que j'ai appelé la lignée paraarthropodienne représentée par les Péripates actuels. Logiquement le groupe des Tardigrades s'intercale entre le rameau paraarthropodien aquatique (disparu maintenant mais qui se continue par le groupe terminal des Péripates, adapté à la vie terrestre) et le rameau proarthropodien aquatique d'où sont dérivés les Arthropodes vrais à muscles striés et à pattes articulées, comme les Arachnides, Crustacés, Insectes, etc. Rien ne s'oppose formellement à cette manière de voir; les Tardigrades présentent d'autres ressemblances avec les Péripates; ils ont comme eux, non pas des pattes articulées, mais des mamelons locomoteurs terminés par des griffes sécrétées par un épaississement épidermique; les taches oculaires cérébrales, la paire de glandes salivaires, la structure des gonades dont la cavité est un reste cœlomique, les rapprochent encore des Onychophores. Il est vrai qu'il n'y a pas de néphridies chez les Tardigrades, mais on sait qu'elles sont parfois très réduites de nombre chez les Arthropodes, puisqu'il n'en persiste souvent qu'une paire; il faut admettre que la disparition ou la transformation a été totale dans le groupe des Tardigrades. Le développement avec sa segmentation indéterminée rappelle beaucoup à ses débuts celui des Pantopodes et des Crustacés inférieurs, tandis qu'il s'éloigne fortement de celui des Annélides, Nématodes et Rotifères. Enfin le Tardigrade est primitivement marin et secondairement d'eau douce (les formes dites terrestres qui habitent les Mousses et Lichens sont en réalité

1. Aschelminthes de REMANE, dérivés des Annélides et comprenant les *Rotatoria*, *Nematodaria* (Gastrotriches, Kinorhynques, Nématodes), *Acanthocephala* et *Tardigrada*.
2. *Stelechopoda* de L. v. GRAFF comprenant les Linguatules, les Myzostomes et les Tardigrades
3. *Malacopoda* comprenant les Onychophores, les Tardigrades et peut-être les Linguatules.

aussi aquatiques que les Rotifères et les Amibiens qui les accompagnent, puisqu'elles ne sont actives que lorsque leur support est mouillé) ; il serait donc tout à fait illogique de chercher un rapprochement avec des animaux aussi terrestres que les larves d'Insectes.

Il me semble que cette conception des affinités arthropodiennes, qui est du reste peu éloignée de celle de la majorité des zoologistes, est extrêmement probable. Il n'est pas très utile de critiquer en détail les autres rapprochements basés sur ce que nous considérons comme des convergences; les Tardigrades ont forcément des traits communs avec les animaux de taille analogue à la leur, Acariens, Rotifères ou Gastrotriches; ils ont un bulbe aspirateur comme des Nématodes et des Echinodères, des stylets buccaux comme des larves de Diptères, qui sucent comme eux; quant à la ressemblance des pieds et des griffes avec les parapodes à soies des Annélides Chétopodes et celle du Tardigrade avec une larve nectochète d'Eunicien qui progresserait sur ses premiers parapodes, elles me paraissent toutes superficielles.

CLASSIFICATION ET PHYLOGÉNIE DES TARDIGRADES

Les Tardigrades se divisent en deux ordres naturels : le premier, celui des *Echinisci* (*Heterotardigrada* Marcus, 1927) contient la majorité des genres (10) marins et terrestres, de structure très variée; il est caractérisé par la présence d'appendices céphaliques, cirres frontaux et latéraux, et la séparation de l'orifice génital et de l'anus. Le second ordre, celui des *Macrobioti* (*Eutardigrada* de Richters, 1926 et Marcus), est dépourvu d'appendices céphaliques, et n'a qu'un seul orifice ano-génital; il comprend 4 genres principaux, dont les espèces sont d'eau douce ou terrestres. Les deux ordres sont parfaitement séparés et il n'y a pas actuellement de passage entre eux.

Les *Macrobioti* ne renferment pas de genre ou d'espèce marine, sauf une espèce réadaptée secondairement à l'eau salée (*Hypsibius stenostomus* de la Baltique et mer du Nord). On peut y reconnaître trois lignées ou genres : *Macrobiotus, Hypsibius* et *Milnesium*; du genre *Hypsibius* dérive le genre *Diphascon,* qui conserve les griffes particulières de l'*Hypsibius* : une espèce, *H. conjungens,* fait à peu près passage entre les deux genres. Thulin a récemment subdivisé le genre *Hypsibius,* mais il ne me paraît pas que ce soit très utile.

Les *Echinisci* comprennent 5 genres marins, tous monotypes, très différents les uns des autres, et dépourvus de cuirasse; puis 2 genres terrestres, *Oreella* et *Parechiniscus*, qui ont une cuticule épaissie, et enfin 3 genres terrestres *Bryodelphax, Pseudechiniscus* et *Echiniscus,* dont le corps est revêtu d'une cuirasse compliquée; *Oreella* conviendrait très bien comme forme ancestrale des cuirassés.

Le tableau suivant résume les rapports des différents genres :

	Echinisci.		Echinisci.	
Genres marins	*Halechiniscus.* *Bathyechiniscus.* *Tetrakentron.* *Batillipes.* *Echiniscoides.*	Genres terrestres ou d'eau douce	*Oreella.* *Parechiniscus.*	*Bryodelphax.* *Echiniscus.* *Pseudechiniscus.*
			Macrobioti	
			Milnesium. *Macrobiotus.* *Hypsibius.* — *Diphascon.*	

Il est assez raisonnable, vu l'absence de forme marine, de faire dériver les *Macrobioti* de quelque Echiniscien terrestre, non cuirassé, analogue à *Oreella*, qui aurait perdu complètement les appendices céphaliques (ceux-ci seraient encore représentés par les nombreux nerfs céphaliques des *Macrobioti*) ; la position ventrale (sur le rectum) de l'orifice génital des *Macrobioti* paraît bien dériver du gonopore ventral et en avant de l'anus des *Echinisci.*

Tableau des espèces françaises.

1. Appendices céphaliques (cirres buccaux, papille, cirre A). . . . . *ECHINISCI.* *2*

— Pas d'appendices céphaliques de type échiniscien. . . . . *MACROBIOTI.* *14*

2. Marins. *3*

— Terrestres ou d'eau douce. *4*

3. Parasite de Synapte, 4 griffes tridentées à chaque pied (fig. 13). . . . . **Tetrakentron synaptae**, p. 30

— 7 à 9 griffes à chaque pied (fig. 16). **Echiniscoides Sigismundi**, p. 33

— 5 ou 6 griffes en spatule (fig. 12). . . **Batillipes mirus**, p. 29

— Pieds télescopiques terminés par 4 doigts à griffe simple (fig. 14). . . . . **Halechiniscus Guiteli**, p. 31

4. Le seul appendice latéral est le cirre A, pas d'appendices dorsaux. *5*

— Il y a d'autres appendices que le cirre A. *8*

5. Pas de cuirasse définie; yeux noirs (fig. 17). . . . . **Parechiniscus chitonides**, p. 35

— Cuirasse en plaques définies; yeux noirs ou rouges. *6*

6. Yeux noirs, une bandelette entre la 3^e^ médiane et le bouclier terminal (fig. 20). . . . . . . **Pseudechiniscus suillus**, p. 38

— Yeux rouges, la 3^e^ médiane touche le bouclier terminal ou manque *7*

7. Troisième plaque médiane bien développée (fig. 19). . . . . **Bryodelphax parvulus**, p. 37

— Pas de 3^e^ médiane (fig. 21). . . . **Echiniscus Wendti**, p. 40

8. L'appendice E est un long filament. *9*
— L'appendice E manque ou est un court piquant. *10*
9. C^d et D^d sont de forts piquants égaux (fig. 37). . . . . **Echiniscus quadrispinosus**, p. 51
— D et C^d sont absents (fig. 33). . . **Echiniscus testudo**, p. 49
— C^d est un long piquant, D^d est court (fig. 38). . . . . **Echiniscus merokensis**, p. 52
10. B, C, D et D^d sont de courts piquants (fig. 22). **Echiniscus spinulosus**, p. 41
— B, C, D sont de longs filaments; ornementation polygonale de la cuticule. *11*
11. C^d et D^d sont de longs piquants courbes et égaux (fig. 23). . . . . **Echiniscus granulatus**, p. 42
— C^d est un filament ou un piquant, D^d un piquant court. . . *12*
12. Des piquants supplémentaires B′, C′, D′ (fig. 27). . . . . **Echiniscus spitsbergensis**, p. 44
— Pas de piquants supplémentaires près de B, C et D. *13*
13. B, C, D sont de longs filaments (fig. 30). **Echiniscus Blumi**, p. 45
— B manque, C et D sont présents (fig. 31). **Echiniscus trisetosus**, p. 47
— Une seule paire de filaments latéraux (C ou D). . . . . **Echiniscus bisetosus**, p. 48
— Pas de filaments latéraux (fig. 30). **Echiniscus canadensis**, p. 46
14. Pas de placoïdes dans le bulbe, 8 courts cirres céphaliques (fig. 39). . . . . **Milnesium tardigradum**, p. 54
— Des placoïdes dans le bulbe, pas de cirres céphaliques. . . *15*
15. Les deux diplogriffes sont semblables et symétriques par rapport au plan sagittal du pied (**Macrobiotus**). *16*
— Diplogriffes plus ou moins dissemblables et en tous cas asymétriques (**Hypsibius, Diphascon**). *28*
16. Aquatiques. *17*
— Terrestres. *19*
17. Les deux branches de la diplogriffe sont très inégales, une barrette réunit les deux diplogriffes de chaque pied (fig. 64). . . . . **M. macronyx**, p. 69
— Branches de la diplogriffe à peu près égales. *18*
18. Œufs à piquants (fig. 53). . . . . **M. Pullari**, p. 63
— Œufs à coque renfermant des bâtonnets (fig. 54). **M. hastatus**, p. 64
19. Globules cavitaires jaunes ou orangés. *20*
— Globules cavitaires incolores. *22*
20. Énormes lunules dentées à la base des diplogriffes (fig. 59). . . . . **M. coronifer**, p. 66
— Petites lunules. *21*
21. Deux bâtonnets bulbaires (fig. 61). . . **M. occidentalis**, p. 67
— Trois bâtonnets bulbaires (fig. 61). . . . . **M. furcatus**, p. 67

22. Aveugle. . . . . **M. Schultzei**, p. 59
— Oculé. *23*
23. Trois granules ou bâtonnets bulbaires. *24*
— Deux bâtonnets bulbaires. *27*
24. Tube buccal large. *25*
— Tube buccal étroit, de 1 à 2 μ. *26*
25. Pas de comma, œufs aréolés (fig. 48). . . **M areolatus**, p. 60
— Un comma; œufs sans aréoles (fig. 51). . **M. echinogenitus**, p. 61
26. Œufs à bâtonnets inclus dans la coque (fig. 56). **M. hibernicus**, p. 65
— Œufs recouverts de coquetiers (fig. 58). **M. intermedius**, p. 66
27. Œufs recouverts de coquetiers (fig. 43). . **M. Hufelandi**, p. 56
— Œufs recouverts de longs piquants (fig. 45). . **M. recens**, p. 58
28. Supports des dents à peu près tangents au bulbe pharyngien (**Hypsibius**). *29*
— Un tube plus ou moins long et flexible s'étend entre les supports des dents et le bulbe (**Diphascon**). *41*
29. Epiderme fortement pigmenté en brun (fig. 66). **H. Oberhäuseri**, p. 71
— Espèce incolore ou grise. *30*
30. Aquatiques ([1]). *31*
— Terrestres. *34*
31. Aveugle. . . . . **H. Augusti**, p. 85
— Oculé. *32*
32. Deux bâtonnets bulbaires (fig. 72). . . . **H. Dujardini**, p. 73
— Trois bâtonnets plus ou moins bien séparés. *33*
33. Les deux branches de la diplogriffe sont très inégales (fig. 85). . . . . **H. megalonyx**, p. 82
— Les deux branches de la diplogriffe à peu près égales; cuticule granuleuse (fig. 92). . . . . **H. granulifer**, p. 86
34. Cuticule plus ou moins ornée ou granuleuse, au moins dans la région postérieure du corps. *35*
— Cuticule lisse. *39*
35. Aveugle. *36*
— Oculé. *37*
36. Corps entièrement verruqueux (fig. 80). . **H. verrucosus**, p. 77
— Épines et petits granules en lignes transverses (fig. 81). . . . . **H. ornatus**, p. 78
37. Gros tubercules en rangées transverses (fig. 82). **H. Sattleri**, p. 79
— Pas de gros tubercules. *38*
38. Entièrement verruqueux avec quelques grandes plaques (fig. 78). . . . . **H. scabrosus**, p. 77
— L'extrémité postérieure seule est verruqueuse (fig. 74). . . . . **H. scabropygus**, p. 76

1. L'alternative peut être en défaut dans les cas exceptionnels où une espèce franchement terrestre se trouve dans une mousse subaquatique.

39. Trois granules dans le bulbe (fig. 93). . **H. prosostomus**, p. 86
— Deux granules dans le bulbe. *40*
40. Œufs libres (fig. 73). . . . . **H. conjungens**, p. 75
— Œufs pondus dans la mue. . . . . . . **H. pallidus**, p. 72
41. Oculé (fig. 94). . . . . **D. oculatum**, p. 89
— Aveugle. *42*
42. Bulbe allongé à 3 longs bâtonnets (fig. 98). **D. scoticum**, p. 91
— Bulbe ovoïde à 3 courts bâtonnets (fig. 96). . **D. alpinum**, p. 91

Tableau de détermination des œufs libres [1].

1. Coque revêtue d'ornements en forme de verre à pied renversé; de 52 à 99 μ de diamètre (fig. 43). . . . **Macrobiotus Hufelandi.**
— Non. *2*
2. Ornements en coquetiers reliés par une matrice claire; de 40 à 50 μ de diamètre (fig. 58). . . . . **M. intermedius.**
— Non *3*
3. Coque revêtue de tubercules presque tous hémisphériques; de 54 à 64 μ de diamètre (fig. 69). . . . . **Hypsibius Oberhäuseri.**
— Non *4*
4. Coque épaisse, renfermant des bâtonnets inclus qui dépassent un peu; 70 μ de diamètre (fig. 54). . . . . . . **M. hastatus.**
— Non. *5*
5. Coque épaisse à bâtonnets inclus qui dessinent un vague réseau à la surface de l'œuf; 52-61 μ (fig. 56). . . . . **M. hibernicus.**
— Non. *6*
6. Coque revêtue de piquants semi-rigides. . . . .
— Œuf ovoïde de 56 μ sur 27-30, gris (fig. 73). . . . **H. conjungens.**
— Œuf ovoïde de 52 μ sur 65, jaunâtre (fig. 62). . . . **M. furcatus.**
— Œuf ovoïde de 59 μ sur 63, jaunâtre, à épines plus épaisses et coniques que le précédent. . . . . **M. occidentalis.**
— Gros œuf ovoïde, jaune, 120 μ sur 170 (fig. 60). . . **M. coronifer.**
— Œuf rond, gris, ponctuations à la base des piquants espacés; 78 à 85 μ de diamètre (fig. 45). . . . . **M. recens.**
— Coque revêtue de tubercules pyriformes ou coniques. *7*
7. Des plaquettes intercalées entre les tubercules; 60 à 65 μ de diamètre (fig. 48). . . . . **M. Schultzei et areolatus.**
— Pas de plaquettes entre les tubercules; 50 μ de diamètre (fig. 51). . . . . **M. echinogenitus.**
— Tubercules coniques, espacés; espèces aquatiques; 70 μ de diamètre (fig. 53). . . . . **M. Pullari et macronyx.**

1. Dans ce tableau, de même que dans le texte, le diamètre indiqué est celui de la coque, ornements non comptés.

LISTE DES ESPÈCES EUROPÉENNES DE TARDIGRADES (1).

I. O. des Echinisci.

Non cuirassés.

Batillipes mirus Richters.
Tetrakentron synaptae Cuénot.
{ *Halechiniscus Guiteli* Richters.
{ *Microlyda Dujardini* Plate.
* *Echiniscoides Sigismundi* M. Schultze.
* *Orcella mollis* J. Murray.
Parechiniscus chitonides Cuénot.

Cuirassés.

Bryodelphax parvulus Thulin.
Pseudechiniscus suillus Ehrenberg.
* » *conifer* Richters.
* » *islandicus* Richters.
* » *victor* Ehrenberg.
* » *cornutus* Richters.
Echiniscus Wendti Richters.
* » *reticulatus* J. Murray.
* » *viridis* J. Murray.
* » *gladiator* J. Murray.
» *spinulosus* Doyère.
» *granulatus* Doyère.
» *spitsbergensis* Scourfield.
{ » *Blumi* Richters.
{ » *trisetosus* Cuénot.
{ » *mediantus* Marcus
{ » *bispinosus* Heinis.
{ » *canadensis* J. Murray.
* » *loxophthalmus* Richters.
» *testudo* Doyère
» *quadrispinosus* Richters.
* » *simba* Marcus.
» *merokensis* Richters.
* » *oihonnae* Richters.
* » *columinis* J. Murray.
* » *tympanista* J. Murray.
* » *militaris* J. Murray.
* » *lapponicus* Thulin.

II. O. des Macrobioti.

Milnesium tardigradum Doyère.
Macrobiotus Hufelandi S. Schultze.
* » *recens* Cuénot.
* » *furciger* J. Murray.
* » *orcadensis* J. Murray.
* » *granulatus* Richters.
» *Schultzei* Greeff.
* » *Richtersi* J. Murray.
» *areolatus* J. Murray.
» *echinogenitus* Richters.
* » *montanus* J. Murray.
» *Pullari* J. Murray.
» *hastatus* J. Murray.
» *hibernicus* J. Murray
» *intermedius* Plate.
» *coronifer* Richters.
» *occidentalis* J. Murray.
» *furcatus* Ehrenberg.
* » *islandicus* Richters.
» *macronyx* Dujardin.
* » *ambiguus* J. Murray.
* » *ampullaceus* Thulin.
Hypsibius Oberhäuseri Doyère.
» *pallidus* Thulin.
» *Dujardini* Doyère.
» *conjungens* Thulin.
* » *arcticus* J. Murray.
* » *Evelinae* Marcus.
» *scabropygus* Cuénot.
» *scabrosus* J. Murray.
» *verrucosus* Richters.
» *ornatus* Richters.
» *Sattleri* Richters.
* » *papillifer* J. Murray.
* » *tuberculatus* Plate.
* » *Wibbelti* Rahm.
* » *undulatus* Thulin.
» *annulatus* J. Murray.
* » *tetradactyloides* Richters.
» *megalonyx* Thulin.
» *Augusti* J. Murray.
» *granulifer* Thulin.
» *prososlomus* Thulin.
* » *stenostomus* Richters.

1. Les espèces non vues en France sont marquées d'un astérisque.

**Hypsibius zetlandicus* J. MURRAY.
* » *antarcticus* RICHTERS.
* » *truncatus* THULIN.
**Diphascon angustatum* J. MURRAY.
* » *spitsbergense* RICHTERS
* » *Recamieri* RICHTERS.
» *belgicae* RICHTERS.

Diphascon oculatum J. MURRAY.
* » *bullatum* J. MURRAY.
* » *tenue* THULIN.
» *alpinum* J. MURRAY
* » *chilenense* PLATE.
» *scoticum* J. MURRAY.

CLASSE DES TARDIGRADES

ORDRE DES ECHINISCI.

[*Heterotardigrada* MARCUS 1927].

FAMILLE DES NON-CUIRASSÉS.

G. BATILLIPES RICHTERS, 1909.

Pas de cuirasse. Les pieds portent 6 doigts de longueur différente terminés par une pelote adhésive. Une seule espèce.

Batillipes mirus RICHTERS, *1909*. — *Batillipes caudatus* W. P. HAY, *1917*.

Jusqu'à 720 μ de long (fig. 12); cuticule finement ponctuée, translucide; 11 appendices sur la tête, à savoir : un cirre médian ou rostral, deux cirres buccaux latéraux et entre les deux une petite papille peu saillante; le cirre A, bien développé, porte à sa base une longue papille sensorielle dépassant la moitié du cirre. Là où il y a habituellement des yeux chez les Tardigrades oculés, on voit de petites boules incolores, réfringentes, solubles dans l'alcool, qui paraissent être de nature graisseuse, et peuvent manquer. Sur chaque pied, du côté rostral, est insérée une épine assez longue; entre les pieds III et IV, une soie latérale qui peut être homologuée à l'appendice D des *Echiniscus*, et parfois, entre cette

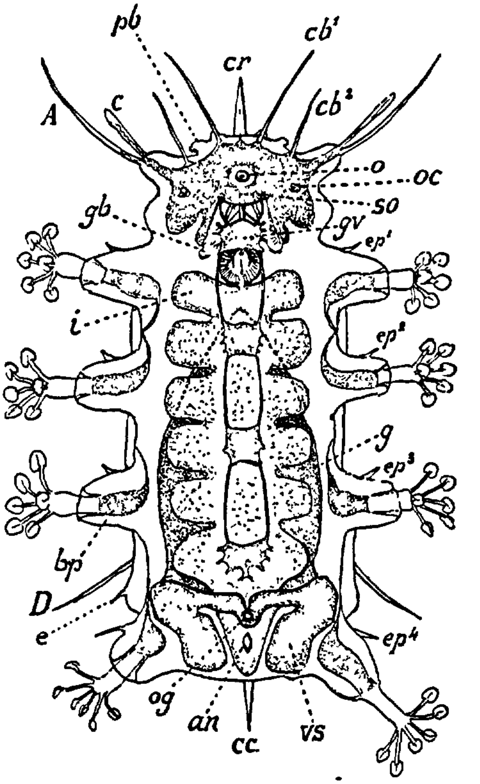


FIG. 12. — *Batillipes mirus* ♂, vue ventrale (d'après MARCUS) : A, cirre latéral; *an*, anus; *bp*, bulbe pédieux; *c*, clava annexée au cirre A; *cb*¹, *cb*², cirres buccaux; *cc*, piquant caudal; *cr*, cirre rostral; D, soie latérale; *e*, piquant latéral inconstant; *ep*¹, *ep*², *ep*³, *ep*⁴, épines pédieuses; *g*, testicule; *gb*, glande buccale; *gv*, 1er ganglion ventral; *i*, intestin moyen; *o*, bouche; *oc*, tache oculiforme; *og*, orifice génital; *pb*, papille buccale; *so*, ganglion sous-œsophagien; *vs*, vésicule séminale.

soie et l'épine du pied IV, une épine marginale qui peut manquer d'un côté. Enfin un piquant caudal moins long que le cirre rostral (M. CAULLERY, dans un croquis qu'il a bien voulu me communiquer, le représente trifurqué). Les pieds sont formés de deux parties, la distale pouvant rentrer un peu dans la proximale; le bout distal porte 6 doigts creux, de taille inégale (aux pieds I, II et III, l'un d'eux est très petit, ce qui a pu faire croire à RICHTERS qu'il n'y avait que 5 doigts). Chaque doigt se termine par une sorte de pelle ovalaire, surface adhésive qui suggère comme aspect la pelotte adhésive des doigts de Rainette; l'animal se déplace rapidement. Armature buccale de type échiniscien, mais avec supports de dents comme chez *Halechiniscus*; intestin jaunâtre ou brun noirâtre présentant 6 lobes latéraux.

L'animal se nourrit de Diatomées et de débris végétaux; lorsqu'il mue, il vide son intestin dans la cuticule abandonnée. — Les œufs doivent être pondus isolément, de 3 à 5 étant mûrs en même temps dans l'ovaire; les plus jeunes animaux observés ont déjà 6 doigts aux pieds.

Vit sur fond de sable à une faible profondeur (de quelques millimètres jusqu'à 8 m.), golfe de Kiel, sur la côte d'Helgoland, dans le Kattégat; en France, dans le sable à Diatomées de la plage de Wimereux (M. CAULLERY). En Amérique du Nord (Beaufort, Caroline du nord) en lavant des touffes d'Algues, particulièrement *Dictyota*.

G. TETRAKENTRON CUÉNOT, 1892.

Pas de cuirasse, corps aplati dans le sens dorso-ventral; les pieds portent 4 doigts terminés chacun par une griffe tridentée. Une seule espèce.

Tetrakentron synaptae CUÉNOT, *1892*.

Ce Tardigrade (fig. 13) est incolore, aplati (ce qui est exceptionnel dans le groupe), peu transparent, et mesure de 100 à 200 μ de long; il est entouré à distance, par suite d'un décalage de l'exuviation, d'une cuticule détachée qui augmente sa surface, le corps portant en outre sa cuticule ordinaire. Sur le bord antérieur, coupé à peu près carrément, il y a un petit cône tactile médian (homologue au cirre médian de *Batillipes*), un autre à chaque extrémité du bord, et un autre encore un peu en arrière, mais dorsalement; sur les côtés de la tête, tout près des cônes tactiles, se voit un renflement en segment de sphère qui reçoit des nerfs du cerveau et qui est homologue à la papille sensorielle des autres Echinisciens. Le cirre latéral A a la forme d'une épine et présente à sa base une petite clava; il n'y a pas d'yeux. Les pieds, assez saillants, portent chacun à leur base un petit cône tactile ou épine pédieuse, qui se développe en longue soie sur le pied IV; de plus, celui-ci est muni, en dessous de ep^4, d'une papille molle sensorielle; les pieds sont terminés par 4 lobes dont chacun supporte à son extrémité élargie une griffe tridentée (fig. 13, II); le

bulbe pédieux est beaucoup plus développé que chez les autres Tardigrades. Stylets buccaux droits, sans supports; bulbe échiniscien sans pièces chitineuses; estomac granuleux, jaunâtre, formant des diverticules irréguliers, le plus souvent au nombre de 4 paires.

Il est très probable que ce Tardigrade, ectoparasite d'une Synapte, se nourrit aux dépens de son hôte en perforant le tissu des tentacules avec ses stylets. — J'ai rencontré quelquefois des femelles renfermant seulement 2 œufs très volumineux, en juillet; la ponte est inconnue.

Le *Tetrakentron* est le seul Tardigrade parasite; il vit sur les tentacules péribuccaux de *Leptosynapta Galliennei* Herapath (Roscoff); il y a de 1 à 3 individus sur chaque Synapte, accrochés solidement par leurs griffes et se déplaçant tres lentement, sans jamais quitter leur hôte; on n'en trouve pas sur le corps des Synaptes. Jusqu'à présent Roscoff est son unique station; j'ai cherché en vain ce parasite sur les Synaptes d'Arcachon (*Leptosynapta Galliennei* et *Labidoplax digitata*).

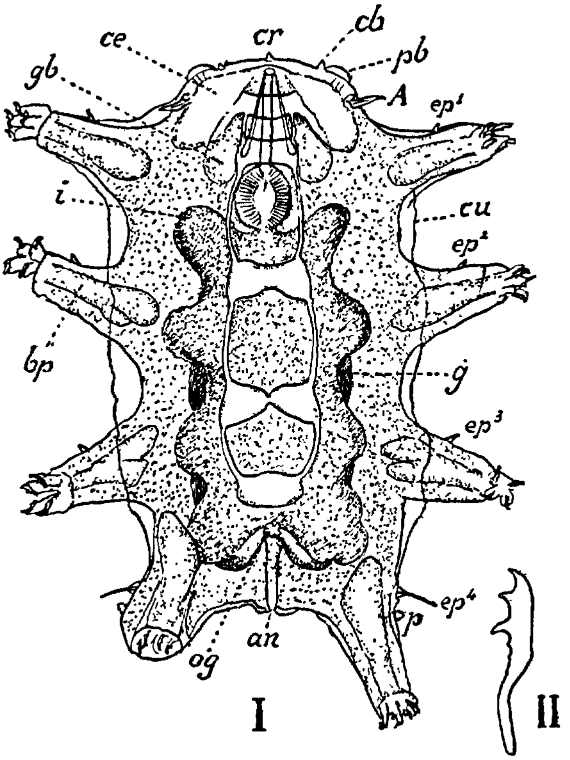


Fig. 13. — *Tetrakentron synaptae*, en partie d'après Marcus : I, mâle vu par la face ventrale : A, cirre latéral; *an*, anus; *bp*, bulbe pédieux; *cb*, cirres buccaux; *ce*, cérébroïde; *cr*, cône rostral; *cu*, cuticule de la mue précédente, non rejetée; ep^1, ep^2, ep^3, ep^4, cônes tactiles pédieux; *g*, testicule; *gb*, glande buccale; *i*, intestin moyen, *og*, orifice génital; *p*, papille molle du pied IV; *pb*, grosse papille buccale. — II, griffe pédieuse.

G. HALECHINISCUS Richters, 1908.

Les pieds portent 4 doigts terminés par une griffe; pas de cirre céphalique médian; pas de cuirasse. Pieds à rétraction télescopique. Une seule espèce.

Halechiniscus Guiteli Richters, *1908*.

De 100 à 200 μ de long (fig. 14), sans cuirasse, à cuticule rugueuse; la tête porte de chaque côté 2 longs cirres buccaux, semblables à ceux des

Echiniscus, mais la papille placée habituellement entre eux n'a pas été vue; il y a un grand cirre A, muni à sa base d'une clava excessivement longue (27 μ) qui dépasse parfois (chez le mâle?) le cirre; les yeux n'ont pas été vus. Sur le corps, il y a des cirres ou soies à base épaissie dont le nombre et la position ne sont pas bien fixés, les figures successives données par RICHTERS n'étant pas d'accord entre elles; il y en a au moins 2 paires, peut-être 4; sur la base du pied IV, il y a une longue épine (homologue à l'épine pédieuse ep^4 de *Batillipes* ?). Les pieds sont très remarquables; ils sont comme segmentés en deux et en extension sont beaucoup plus longs que les mamelons des autres Tardigrades; ils se rétractent d'une façon télescopique, l'extrémité distale rentrant plus ou moins complètement dans la base proximale. A l'extrémité distale, il y a 4 bâtonnets chitineux en forme de doigts, terminés chacun par une forte griffe recourbée. Stylets buccaux minces, avec supports; tube buccal étroit de 2 μ; dans le bulbe, épaississements chitineux continus; estomac très dilatable rempli d'une masse brun noirâtre, résultant sans doute de la digestion de chlorophylle. — Ponte inconnue; RICHTERS a vu une larve de 105 μ de long avec les mêmes appendices latéraux que l'adulte; la clava adjointe au cirre A était courte (13 μ); les membres à rétraction télescopique portaient seulement 2 doigts terminés chacun par une petite griffe.

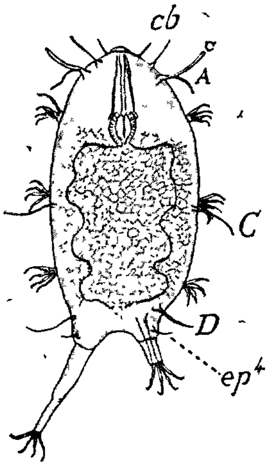


FIG. 14. — *Halechiniscus Guiteli* (d'après RICHTERS), vue dorsale, le pied IV de droite étant retracté : A, cirre latéral; C et D, soies latérales; *c*, clava; *cb*, cirres buccaux; ep^4, épine pédieuse.

Cette espèce marine a été trouvée par RICHTERS dans la boue de lavage d'Huîtres de Cancale, conservée en alcool ou formol, puis à Villefranche (Alpes-Maritimes). Il est très possible qu'elle doive être confondue avec l'espèce suivante, vue seulement une fois; s'il est prouvé qu'il en est bien ainsi, le nom d'*Halechiniscus Guiteli* tombera en synonymie.

G. MICROLYDA HAY, 1906.

[*Lydella* DUJARDIN, *1851* (nom préoccupé par des Diptères)].

Microlyda Dujardini (PLATE, *1889*).

Cette petite espèce marine (fig. 15) n'est connue que par la description et les 3 figures qu'en donne DUJARDIN, qui semble n'en avoir étudié qu'un exemplaire vivant, trouvé dans un vase d'eau de mer, de provenance inconnue, par un des auditeurs de son cours, alors qu'il était professeur à la Faculté des Sciences de Rennes. Corps de 100 μ de long (143 μ avec

les pieds allongés), divisé vaguement en 5 segments; le premier, plus grand que les autres, porte en avant, près de la bouche et de chaque côté, une soie bifurquée, puis un peu plus loin, une petite soie simple et plus loin encore un long cirre A, muni à sa base d'une clava allongée; il y a des yeux, qui paraissent formés de 3 points colorés. Chacun des deux segments suivants porte une soie latérale (B, C); le 5^{e} segment a une soie latérale D et une seconde plutôt dorsale (E?) qui montre à sa base une papille allongée, analogue à la clava du cirre A. Les pieds, de 30 μ de long, sont allongés et comme articulés aux 2/3 de leur longueur; ils sont terminés par une unique griffe; lorsque le *Microlyda* grimpe sur la paroi d'un vase, les pieds sont largement étendus, et les mouvements de l'animal sont vifs. D'après les figures, les stylets sont munis de supports de dents, et le bulbe renferme 2 ou 3 bâtonnets allongés et contigus.

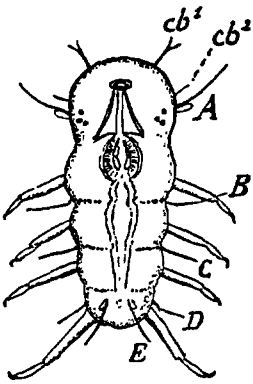


FIG. 15. — *Microlyda Dujardini*, vue dorsale (figure composée avec les trois dessins de DUJARDIN) : A, cirre latéral avec clava à sa base; B, C et D, soies latérales; cb^1 et cb^2, cirres buccaux (?); E, soie latéro-dorsale avec clava (?) à sa base.

Le *Microlyda* n'ayant jamais été revu, on ne sait s'il n'y a pas quelques erreurs dans les dessins, qui ne s'accordent guère entre eux, et la description de DUJARDIN; c'est évidemment une larve. RICHTERS pense que c'est très probablement la larve de *Halechiniscus Guiteli*; c'est possible, mais il y a encore trop de différences (soit réelles, soit dues à des erreurs de DUJARDIN) avec la larve de 105 μ vue par RICHTERS pour qu'on puisse l'affirmer.

G. *ECHINISCOIDES PLATE, 1889.

Pas de cuirasse, pas de cirre médian, de 5 à 11 griffes sur chaque pied. Une seule espèce.

***Echiniscoides Sigismundi** (MAX SCHULTZE, *1865*). — *Echiniscus Sigismundi* M. SCHULTZE, *1865*.

Jusqu'à 340 μ de long (fig. 16); cuticule dure, sans sculpture, hyaline, montrant des plis transversaux sur la face dorsale; tête saillante, coupée carrément en avant; de chaque côté, 2 très petits cirres buccaux, proches l'un de l'autre et non accompagnés d'une papille; un court cirre A avec clava à sa base. Sur le pied III une longue épine insérée du côté rostral; entre les pieds III et IV une longue épine correspondant (?) à la soie D ou à ep^1, et enfin, sur le côté rostro-dorsal du pied IV, vers la base, une papille molle (homologue à celle de *Tetrakentron*) qui se retrouvera constamment chez les *Echinisci* terrestres. De gros yeux noirs, en forme

de coupe enfermant une vacuole claire. Les pieds portent de longues griffes, égales, jointes à demi-longueur par une palmure et recourbées à leur extrémité, qui s'écartent en éventail lors de l'accrochage; il y en a déjà 5 chez un jeune de 95 μ sortant de l'œuf; leur nombre, qui augmente irrégulièrement à chaque mue, est au maximum de 11 (le plus fréquemment 9). Armature buccale de type *Echiniscus*, sans support de dents, chaque stylet se terminant par une lancette triangulaire appuyée contre le bulbe; intestin lobé (de chaque côté 5 lobes); l'animal se nourrit du contenu chlorophyllien des cellules d'*Enteromorpha*. — Les œufs ovoïdes, à coquille lisse de 41 μ sur 22, sont pondus isolément ou par petits paquets. La mue est précédée par un stade simplex comme chez les *Macrobioti*, avec néoformation de stylets dans les glandes buccales; lors de la mue, l'animal vide son intestin dans la vieille cuticule.

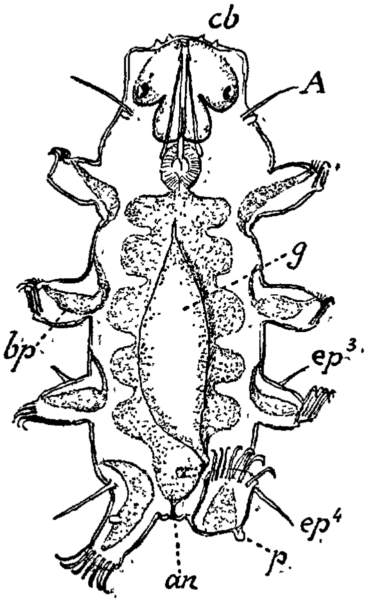


FIG. 16. — *Echiniscoides Sigismundi* ♀, vue dorsale (d'après MARCUS) : A, cirre latéral avec clava à sa base; *an*, anus; *bp*, bulbe pédieux; *cb*, cirres buccaux; *ep*³, *ep*⁴, épines pédieuses; *g*, ovaire; *p*, papille du pied IV.

Cette espèce a été signalée bien des fois sur le littoral de la mer du Nord, d'Ostende à Bergen; sur la côte d'Helgoland; elle est commune dans le gazon court des *Enteromorpha*; côte suédoise du Skagerrak (Gullmarsfjord); côte ouest d'Irlande (Clare Island); Méditerranée (Naples) et Adriatique (Rovigno); on ne l'a jamais vue ou cherchée sur les côtes de France, mais elle y existe certainement. L'habitat littoral implique une grande résistance à la mise à sec et aux changements de salinité; à la marée basse, lorsque les Entéromorphes se dessèchent, l'*Echiniscoides* s'immobilise, ainsi que lors des fortes pluies, pour reprendre son activité lorsqu'il est à nouveau couvert par la mer. Il y a là comme une annonce de la réviviscence des Tardigrades terrestres.

G. *ORELLA J. MURRAY, 1910.

Pas de cuirasse, mais la cuticule est finement papilleuse. Pieds d'*Echiniscus*. Une seule espèce certaine.

***Orella mollis** J. MURRAY, *1910*.

Le corps, qui mesure jusqu'à 230 μ, est vaguement divisé en 8 segments de dimensions inégales; il est revêtu sur la face dorsale d'une cuticule

papilleuse. Pas d'yeux. Le 1[er] segment porte les cirres buccaux et la papille intercalée entre eux; le 2[e] est muni d'une paire de cirres A, montés sur une longue saillie conique de laquelle se détachent la clava et la longue soie; le dernier segment se termine par un court processus médian. Pieds assez longs, portant 4 griffes sans éperon. Les stylets sont munis d'un support de dents (renseignement qui n'est pas dans la description originale, mais dans une lettre adressée à THULIN par J. MURRAY). — Ponte inconnue.

Cette espèce terrestre a été découverte par J. MURRAY dans une Mousse d'Australie; je la cite parce que RAHM croit l'avoir retrouvée à Bonn, en Suisse (Berra et Valsainte) et en Écosse; il donne de l'exemplaire de Bonn une description incomplète; il lui attribue un piquant médian caudal et deux épines latérales de chaque côté du corps (B et C).

G. PARECHINISCUS CUÉNOT, 1926.

La cuticule est épaissie par régions mais sans donner de plaques définies. Une seule espèce.

Parechiniscus chitonides CUÉNOT, *1926.*

Petite taille, 200 μ de long au maximum (fig. 17); animal incolore ou grisâtre, assez transparent pour laisser voir le tube digestif, qui est souvent jaunâtre et parsemé de petites boules grises, et l'ovaire brunâtre Sur la tête, 2 petites taches oculaires noirâtres et les mêmes appendices que chez les *Echiniscus* : de chaque côté de la bouche, les 2 petits cirres buccaux et entre eux une grosse papille arrondie; un peu au-dessous des yeux s'insère le filament raide A, portant à sa base une clava allongée. La cuticule est fortement épaissie; quand l'animal se présente de profil, elle dessine une série de crêtes à sommet arrondi ou en plateau qui, dans la vue de face, correspondent à des plaques mal définies séparées par des creux, ce qui donne vaguement au Tardigrade un aspect de Chiton; en

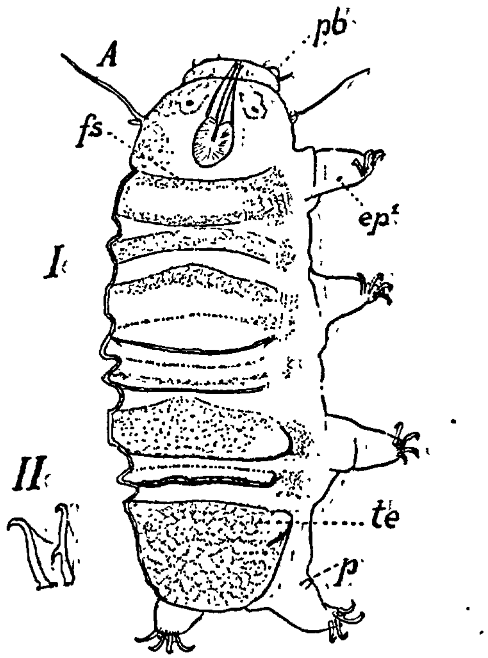


FIG. 17. — *Parechiniscus chitonides* : I, vue dorsale : A, cirre latéral; *ep*[1], épine pédieuse; *fs*, limite de la région fronto-scapulaire; *p*, papille du pied IV; *pb*, papille buccale; *te*, bouclier terminal. — II, griffes interne et externe.

se basant sur la position des pieds, on peut établir une correspondance approximative entre les épaississements chitineux et les plaques de cuirasse des *Echiniscus*; il y a une région fronto-scapulaire dont la limite postérieure est nettement tracée et, à l'extrémité postérieure, un bouclier terminal, arrondi en arrière et parfaitement limité; entre ces deux points de repère, sept bandelettes saillantes peuvent être interprétées, si l'on veut, comme correspondant à l'ensemble des médianes et des plaques paires. La cuticule présente une sculpture qui paraît assez grossière sur le bouclier terminal et qui se résout ailleurs en très fines ponctuations, bien visibles dans la région fronto-scapulaire; ces ponctuations se retrouvent aussi sur les flancs de l'animal, particulièrement au-dessus de l'attache des pieds. L'armature buccale (sans supports) et le bulbe, de même que les 4 griffes des pieds, sont identiques à ceux des *Echiniscus*; les 2 griffes internes portent un fort éperon bien courbe; à la base du pied I il y a un très petit piquant, difficile à voir, et à la base du pied IV une papille. Il n'y a pas de manchette épineuse sur le pied IV. — J'ai trouvé une ponte de 2 œufs ovoïdes, à 50 μ de grand axe, enfermés dans la mue (fig 18). La larve à 2 griffes, de 102 μ de long, possède le filament A; à partir de 140 μ, le Tardigrade atteint son état définitif et présente 4 griffes.

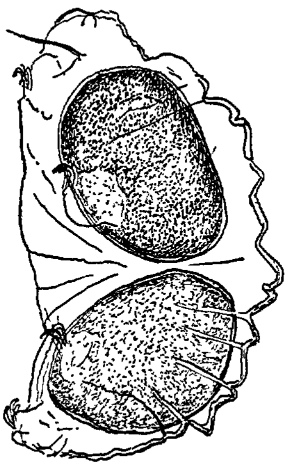


Fig. 18. — Ponte dans la mue, *Parechiniscus chitonides*.

Dans des Mousses variées (*Barbula*, *Orthotrichum*, *Schistidium*, *Grimmia*, *Neckera*) et dans des Lichens du groupe des Collémacées poussant sur des rochers secs et des troncs d'arbres; distribution discontinue dans des stations assez éloignées les unes des autres : région de l'Est (environs de Nancy, Barrois et plateau de Langres); d'autre part Ardèche et Ventoux (1.000^{m} d'altitude) et Ariège; espèce signalée par Rahm dans le Valsainte (canton de Fribourg en Suisse) et par Thulin dans le nord de l'Europe. Il est certain que *Parechiniscus* n'est pas très loin d'*Oreella*, mais les différences dans la structure de la cuticule sont telles qu'elles ont motivé la création d'un genre spécial.

Famille des CUIRASSÉS.

G. BRYODELPHAX [1] Thulin, 1928.

Des supports de stylets; cuirasse complète avec une 3^{e} médiane bien définie; pas d'incisures sur le bouclier terminal. Deux espèces, dont une en France.

1. De Βρύον, mousse, et δέλφαξ, petit cochon.

Bryodelphax parvulus Thulin, *1928*. — *Echiniscus intermedius* J. Murray, *1910* et Thulin, *1911*.

Petite espèce (fig. 19) ne dépassant pas 153 μ (Murray dit 175 μ), peu colorée; les jeunes sont gris avec intestin jaune parsemé de boules noirâtres; les adultes renferment quelques grains rouges, mais qui ne donnent pas à l'animal la teinte rouge générale des *Echiniscus*; les yeux, bien visibles, sont d'un beau rouge. Les cirres buccaux et le cirre latéral A sont les seuls appendices du corps; il y a un très petit piquant sur le pied I, et une petite papille sur le pied IV; pas de manchette épineuse sur ce dernier. Les 2 griffes internes de chaque pied ont un petit éperon rabattu. Cuirasse à plaques nettement limitées; il y a une 3ᵉ médiane bien définie, ayant la forme d'un triangle surmontant un segment de cercle; le bouclier terminal est fortement caréné et n'a pas d'incisures; il est d'une forme telle qu'il reste deux espaces triangulaires entre son bord rostral et les côtés de la 3ᵉ médiane. Ornementation grossière avec très fine sculpture de grains serrés et réguliers sur la scapulaire et la terminale. Stylets droits et courts, avec supports de stylets; le bulbe est plus gros qu'il n'est habituel chez les *Echiniscus*. — Ponte de 3 œufs dans la mue; œufs ovoïdes, jaunâtres, de 46 μ de grand axe; les larves à 2 griffes ne dépassent pas 84 μ; à partir de 85, il y a toujours 4 griffes.

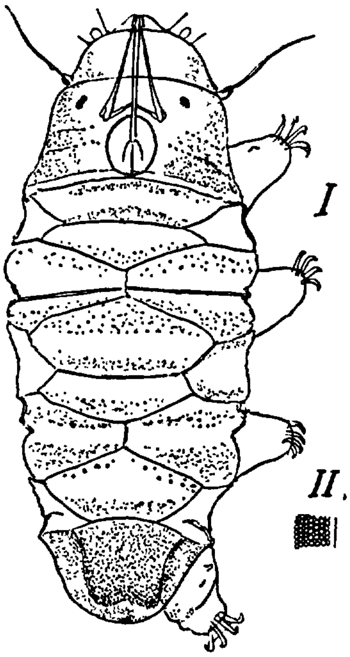


Fig. 19. — *Bryodelphax parvulus* : I, animal vu par la face dorsale; II, sculpture fine des plaques scapulaire et terminale.

Espèce peu répandue : quelques stations dans l'est et le midi de la France (Hépatique *Radula*, Mousses et Lichens de rochers secs); Laponie, Irlande, Préalpes bavaroises, Pyrénées, Sardaigne, Canada (Mousse au bord de la mer), Sumatra. — J. Murray avait confondu sous le nom d'*intermedius* plusieurs formes; Thulin a laissé cette dénomination aux exemplaires d'Australie et d'Hawaï, et créé un nouveau nom pour ceux d'Europe et d'Amérique. Il a également créé un nouveau genre ou sous-genre pour cette espèce, qui présente un caractère exceptionnel par la présence de supports de stylets, qui manquent d'habitude chez les *Echiniscus*, alors qu'ils sont constants chez les *Macrobioti*, chez les deux genres marins *Batillipes* et *Halechiniscus* et le genre terrestre *Oreella*. L'absence d'incisures sur le bouclier terminal est également notable, puisque ce petit détail est constant chez tous les autres cuirassés.

G. PSEUDECHINISCUS Thulin, 1911.

Le genre *Pseudechiniscus* diffère d'*Echiniscus* et de *Bryodelphax* par l'intercalation entre la IIIe médiane et le bouclier terminal d'une nouvelle pièce de cuirasse qui forme soit une bandelette (*suillus*), soit une paire de plaques (*conifer, victor*) [de sorte qu'il y a 3 plaques paires]. Sur les 10 espèces connues dans le monde, dont 5 sont d'Europe, je n'en ai trouvé qu'une en France.

1. **Pseudechiniscus suillus** (Ehrenberg, *1853*). — *Echiniscus suillus* Ehrenberg, *1853*; — *Echiniscus arctomys* Ehr. de la plupart des auteurs (non *arctomys* Ehr., *1853*); — *E. mutabilis* J. Murray, *1905*.

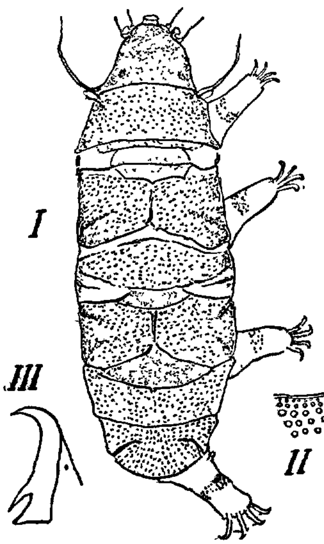


Fig. 20. — *Pseudechiniscus suillus* : I, animal vu par la face dorsale; II, sculpture de la terminale; III, griffe interne.

Petite taille ne dépassant pas 285 µ (fig. 20); jeunes incolores ou très peu pigmentés et laissant voir l'intestin verdâtre parsemé de boules noirâtres; les adultes sont rougeâtres. Yeux noirâtres alors qu'ils sont rouges chez les *Echiniscus*. La plaque intercalaire entre la IIIe médiane losangique et le bouclier terminal n'est pas paire; elle a l'aspect d'une bandelette transverse, plus large vers les bords que dans la région centrale, qui présente parfois une incisure en haut ou en bas. Le bouclier terminal présente deux incisures courbes. L'ornementation est constituée par des grains réguliers plus ou moins fins sur la frontale et les trois médianes, plus gros sur les autres; ces points alignés sont particulièrement visibles sur le bouclier terminal. Les appendices céphaliques comprennent les 2 petits cirres buccaux, la papille sensorielle en forme de bouton globuleux, et le filament A, à la base large, médiocrement long, dont la clava est assez allongée. Les pieds sont longs, minces, et présentent un champ de granules sur leur partie supérieure; le pied I n'a pas le piquant si constant chez les autres *Echinisci,* mais il y a la papille habituelle sur le pied IV, au-dessus du champ de granules. Les 4 griffes sont largement palmées, les deux internes portant un crochet recourbé vers le bas. — Ponte dans la mue de 3, 4 ou 5 œufs ovoïdes, à peine rougeâtres, mesurant 45 µ de grand diamètre; la larve à 2 griffes ne dépasse pas 118 µ.

Espèce très répandue en France, indifféremment dans des Hépatiques (avec préférence pour les *Frullania*), des Mousses (Bryacées et Hypnacées) et des

Lichens variés, jusqu'à 4.300 m. d'altitude (Mont-Blanc). Tout à fait cosmopolite : régions arctiques et antarctiques, Europe, Afrique, Indo-Malaisie, Australie et îles du Pacifique, Madagascar (forêt à Mousses à l'est de Tananarive), les deux Amériques.

2. ***Pseudechiniscus conifer*** (Richters, *1904*). — *Echiniscus conifer* Richters, *1904*.

200 μ; 3 paires de plaques paires et 3 médianes, cuirasse grossièrement granulée; dans la série latérale A est un court filament, B, C, D et E sont représentés par de courtes saillies coniques; les griffes pédieuses ne paraissent pas avoir d'éperons. — Ponte de 3 œufs dans la mue.

Dans une Hépatique sur tronc d'Olivier, près du lac de Lugano, *Frullania* de Murtensee (canton de Fribourg en Suisse), Engadine.

3. ***Pseudechiniscus islandicus*** (Richters, *1904*). — *Echiniscus islandicus* Richters, *1904*.

500 μ. Incolore ou brun; 3 paires de plaques paires et 3 médianes, cuirasse avec réseau irrégulier de très petits granules. C'est le Tardigrade le plus épineux que l'on connaisse : filaments A et E, piquants latéraux B, C, D; courts piquants dorsaux, au nombre de 4 à la marge postérieure de la scapulaire, au nombre de 2 à 4 (de chaque côté) à la marge postérieure de la 1re et 2e plaques paires, 2 longs piquants (1 de chaque côté) à la marge postérieure de la 3e plaque paire, épines sur les bords latéraux du bouclier terminal; manchette épineuse au pied IV; petits éperons aux griffes internes des pieds. D'après Richters, il y aurait dans le bulbe des granules chitineux comme chez les *Macrobioti*. — Ponte dans la mue de 3 œufs ovoïdes, de couleur jaune-brun.

Islande, Faroë, Shetland, Écosse, Suisse (Matterhorn).

4. ***Pseudechiniscus victor*** (Ehrenberg, *1853*). — *Echiniscus victor* Ehrenberg, *1853*. — *Pseudechiniscus borealis* J. Murray, *1907*.

240 μ; 3 plaques paires et 3 médianes, dont la dernière est losangique; cuirasse ponctuée fortement, sauf sur les 3 médianes : filaments A et E, piquants latéraux B, C, D; dans la série dorsale, C^d et D^d sont de longs piquants à peu près aussi longs que C et D. Yeux rouges. Sur le pied IV il y a soit de forts piquants, soit une manchette à grosses épines; les griffes pédieuses ne paraissent pas avoir d'éperons. D'après Ehrenberg, qui a sans doute fait une erreur d'observation, le long filament E serait inséré à la limite entre la 3e plaque paire et le bouclier terminal.

Cette espèce a été trouvée dans les régions arctiques et plusieurs fois dans les Alpes, de 1.000 à 3.800 m.

5. ***Pseudechiniscus cornutus*** (Richters, *1906*). — *Echiniscus cornutus* Richters, *1906*.

216 μ; se distingue de tous les *Echinisci* connus par la forme du fila-

ment A, qui est en feuille allongée ; 3 paires de plaques paires et 3 médianes ; pas d'appendices (sauf A). Pas d'éperons aux griffes, pas de manchette au pied IV. — Ponte de 3 œufs dans la mue.

Cette espèce paraît la plus aquatique des *Pseudechiniscus* : Mousse de marais (Rheinpfalz), ruisseau de montagne (Forêt-Noire), environs de Bâle, Tyrol.

G. ECHINISCUS C. A. S. Schultze, 1840

[en partie démembré par Thulin, 1911 et 1928].

Il n'y a pas une 3e plaque médiane parfaitement délimitée et autonome comme chez *Bryodelphax* et *Pseudechiniscus*; ou elle manque totalement ou elle est représentée par un espace triangulaire chitinisé dont la base courbe est la limite rostrale du bouclier terminal, et les deux côtés les limites caudales de la 2e plaque paire. Il y a des incisures dans le bouclier terminal, une manchette épineuse au pied IV. Jamais de supports dentaires [1]. Généralement pigmentés en rouge brun; yeux rouges. Près d'une centaine d'espèces dont la moitié est incertaine; environ 22 espèces européennes dont j'ai rencontré 11 en France.

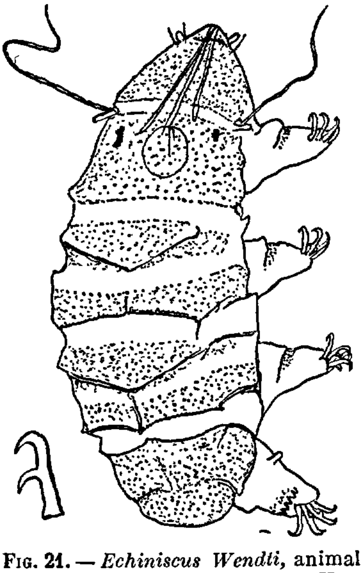


Fig. 21. — *Echiniscus Wendti*, animal entier et griffe interne du pied IV.

1. Echiniscus Wendti Richters, *1903*. — ? *Echiniscus arctomys* Ehrenberg, *1853*. — ? *Echiniscus arctomys B macromastix* Ehrenberg, *1858*. — ? *Echiniscus kerguelensis* Richters, *1904* (Murray, *1910*).

Jusqu'à 264 μ de long (fig. 21); rouge, à yeux rouges; un long filament A, accompagné à sa base d'une papille un peu plus allongée que d'ordinaire; pas d'autres appendices latéraux ou dorsaux. La 3e plaque médiane manque; à sa place il y a une bandelette non ornée entre la 2e plaque paire et le bouclier terminal; ce dernier présente les deux incisures habituelles, réunies par une faible carène; l'ornementation est une granulation fine qui manque sur une grande partie rostrale des plaques. Sur le pied I, une épine extrêmement petite (Thulin ne l'a pas vue); le pied IV a une manchette à fines dents. Les griffes internes ont un fort éperon recourbé se détachant du milieu de la griffe; les griffes externes n'ont pas d'éperon. — Ponte de 4 œufs dans la mue; la larve à 2 griffes, de 143 μ, est rouge pâle, avec un long filament A.

1. Ici je suis en désaccord avec les auteurs : chez un certain nombre d'*Echiniscus* (*granulatus*, *quadrispinosus* et *testudo*), Baumann, Thulin et Marcus voient des supports dentaires, toujours très minces et différents de ceux de *Bryodelphax* et des *Macrobioti*; or, je n'ai pu constater leur présence, même dans les préparations les plus claires.

Espèce assez rare, nordique ou alpine : en France, je ne l'ai trouvée que dans les Vosges, au-dessus de 1.100 m. (*Cladonia* et *Parmelia*) ; régions arctiques, Scandinavie, Finlande, Grande-Bretagne ; Alpes, Jura et Forêt-Noire (de 400 à 3.000 m. dans Mousses et Hépatiques), Amérique du Sud et îles antarctiques. Parmi les espèces européennes du genre *Echiniscus*, c'est l'une des 4 (avec *kerguelensis*, *viridis* et *reticulatus*) qui n'a que l'appendice A. L'*arctomys* très vaguement décrit par Ehrenberg pourrait bien être *Wendti*, dont Ehrenberg n'aurait pas vu la manchette épineuse du pied IV ; il est impossible de savoir ce qu'est le *kerguelensis* de Richters, décrit trop brièvement et non figuré, mais ce que J. Murray rapporte à cette espèce (Écosse et Alpes d'Australie, 2.000 m.) est aussi près que possible du *Wendti*.

2. ***Echiniscus reticulatus** J. Murray, *1905*.

Bouclier terminal à facettes ; très long piquant sur le pied I ; la sculpture des plaques dessine un réseau.

Écosse et Himalaya.

3. ***Echiniscus viridis** J. Murray, *1910*.

Plaques vert olive avec taches vertes plus sombres, mais l'intérieur du corps est rouge. Le cirre A est très court.

Écosse, au bord de lacs, île Oahu (Hawaï).

4. ***Echiniscus gladiator** J. Murray, *1905*. — *Hypechiniscus gladiator* J. M. Thulin, *1928*.

304 µ ; incolore à yeux noirs. La sculpture est formée soit par des tubercules très plats dessinant un réseau, soit par une fine granulation qui se voit en dehors des plaques ; les plaques paires 1 et 2 montrent leur division surtout par une interruption de la sculpture sur la ligne médiane ; les plaques médianes sont très peu hautes, la première et la deuxième montrent une division transversale, qui n'existe pas à la troisième ; le bouclier terminal, trifolié ou à facettes, présente deux larges incisures. Les seuls appendices sont le cirre A et une énorme épine impaire et courbe insérée sur le bord antérieur de la 2ᵉ plaque impaire. Il ne paraît pas y avoir d'épine sur le pied I ; le pied IV porte la papille habituelle, mais pas de manchette épineuse ; les griffes internes ont un éperon tourné vers le bas. — Larve à 2 griffes de 120 µ.

Cette espèce, assez mal étudiée du reste, diffère considérablement par son aspect des autres *Echiniscus*, et on comprend que Thulin en ait fait le type d'un nouveau genre ou sous-genre *Hypechiniscus* ; elle est quelque peu variable, car une forme dite ***exarmatus*** Murray 1907 ne possède pas l'épine médiane, si exceptionnelle chez les *Echinisci*.

Écosse (jusqu'à 1.200 m.), Irlande, Feroë, Shetland ; Nouvelle-Zélande, Amérique du Nord.

5. **Echiniscus spinulosus** Doyère, *1840*. — ? *Echiniscus spiniger* Rich-

TERS, *1904*. — ? *Echiniscus crassispinosus* J. MURRAY, *1907*. — *Echiniscus* sp. HEINIS, *1914* (n° 8 de MARCUS).

Jusqu'à 350 μ (fig. 22), rouge, à yeux rouges; l'ornementation des plaques est assez grossière; il y a des zones de ponctuations à la base des pieds. A est un filament court, B, C, D, E, C^d et D^d sont des piquants courts, surtout les trois premiers; la manchette de la patte IV a de 8 à 12 pointes irrégulières; les griffes internes présentent un éperon droit, dirigé vers la base de la griffe, qui est surtout visible au pied IV. Il n'y a pas de 3e médiane; sous une certaine incidence, le bouclier terminal paraît légèrement caréné. — Ponte dans la mue de 2 ou 3 œufs rouges; la larve à 2 griffes possède le filament A, les deux piquants dorsaux C^d et D^d et un piquant E; chez des larves plus âgées à deux griffes, on voit apparaître de très petites pointes en B, C et D, ou seulement en C et D.

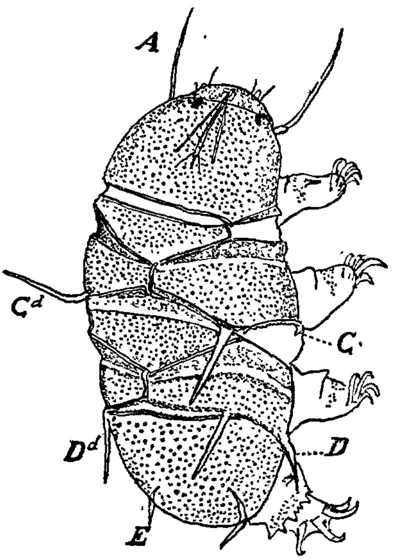


FIG. 22. — *Echiniscus spinulosus*, variété dépourvue de B.

L'espèce présente une grande marge de variation : il y a tout d'abord, comme chez *E. testudo*, *Blumi*, *quadrispinosus* et *merokensis* deux races qui diffèrent par l'absence ou la présence du piquant B; en outre, il y a une fluctuation considérable dans la dimension des piquants latéraux et dorsaux, qui peut aller jusqu'à la disparition de C ou de D, ainsi que de C^d. Inversement C^d peut s'allonger jusqu'à devenir presque un filament, D^d restant un simple piquant; j'ai vu une fois un éperon dressé sur les griffes externes du pied IV, et plusieurs fois un piquant E présentant des aspérités (ce qui rappelle le *Duboisi* RICHTERS 1902, d'Asie, dont tous les piquants ont le même aspect épineux).

Espèce assez répandue en France, dans des Hépatiques et surtout des Mousses et Lichens de rochers secs; régions arctiques, Suisse; île Oahu (Hawaï).

6. **Echiniscus granulatus** DOYÈRE, *1840* (non *granulatus* auct.). — *Echiniscus crassus* RICHTERS, *1904* (MURRAY, *1911*).

258 μ de long (fig. 23); rouge, à yeux rouges. L'ornementation des plaques, bien visible surtout sur les plaques impaires, dessine des polygones réguliers, il y a une petite zone de ponctuations à la base de chaque pied; le bouclier terminal n'est pas franchement caréné. Quand l'animal a le maximum d'appendices, il présente des filaments A, B, C et D, ce dernier étant toujours très long; un petit piquant E (ou spicule)

est inséré dans les incisures du bouclier terminal; C^d et D^d sont de longs

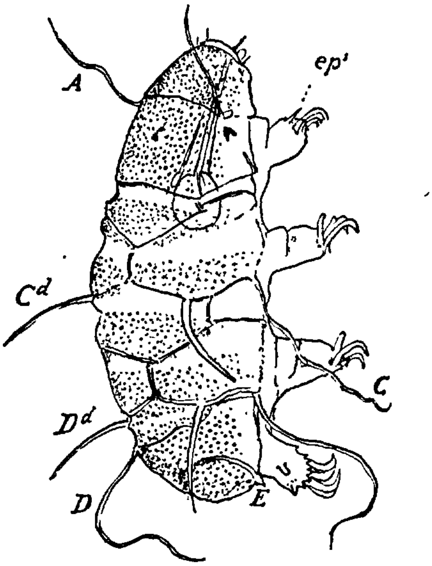


FIG. 23. — *Echiniscus granulatus* à 3 filaments (absence de B); ep^1, épine pédieuse particulièrement développée chez l'individu figuré.

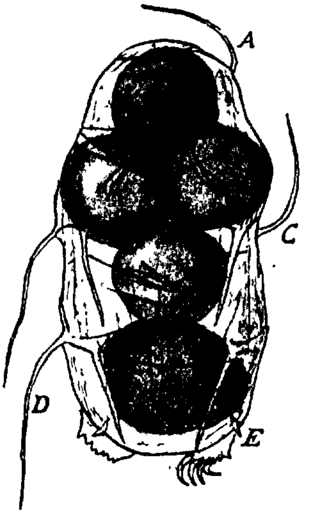


FIG. 24 — Ponte dans une mue, *Echiniscus granulatus* à 3 filaments.

piquants courbes, de dimensions à peu près égales. La manchette du pied IV a au moins une douzaine de dents inégales; les griffes internes portent un éperon oblique, visible surtout au pied IV; il n'y a rien sur les griffes externes. — Ponte dans la mue (fig. 24) de 3 à 5 œufs bruns, ovoïdes ou sphériques, de 55 à 62 µ de diamètre. La larve à deux griffes (fig. 25), telle qu'elle sort de l'œuf, a 112 µ de long et ne possède que les filaments A et D et le spicule E; C^d et D^d sont alors très courts; le jeune à 4 griffes apparaît après une mue et a toujours les mêmes appendices; après la mue suivante, C apparaît et le Tardigrade est apte à reproduire.

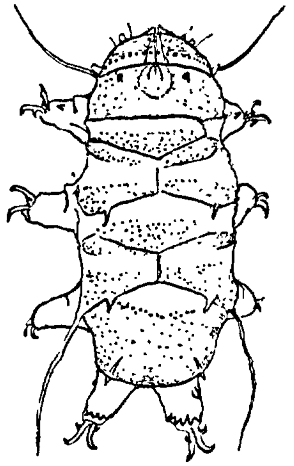


FIG. 25. — Larve à deux griffes, *Echiniscus granulatus*.

L'espèce est très variable : normalement C^d et D^d sont de longs piquants courbes, mais ils peuvent devenir courts, comme chez un *spinulosus*; une fois D^d manquait totalement. L'adulte complet a les 4 filaments A, B, C, D et un court spicule E; B manque très souvent sans que je puisse décider si c'est le fait d'animaux

incomplètement adultes, ou si c'est une forme à 3 filaments, comme le mutant *trifilis* de *testudo*. Une fois E était bifide d'un côté seulement.

En France, espèce assez répandue dans Mousses et Lichens; Spitsberg, Irlande, Ecosse, Taunus. — Bien que DOYÈRE n'ait pas donné de figure, sa description est suffisamment claire pour qu'on puisse identifier son espèce, qui a, dit-il, des piquants dorsaux C^d et D^d comme *spinulosus*, de longs filaments latéraux A, C, D, un spicule E et une sculpture très régulière et serrée; il est évident que MURRAY, THULIN et MARCUS attribuent le nom de *granulatus* à une autre forme que celle vue par DOYÈRE, car chez leur espèce, C^d est un long et vrai filament et non pas un piquant; elle diffère encore du vrai *granulatus* DOYÈRE par la présence constante d'épines sur les griffes externes des pieds, et l'inconstance du spicule E. L'*Echiniscus crassus* RICHTERS (Islande), non figuré et décrit sans précision, n'est guère reconnaissable, mais ce que MURRAY représente sous ce nom (provenance Irlande) est très probablement un *granulatus*; l'adulte de 400 μ présente des filaments A, B, C, D (le spicule E n'est pas signalé, mais il est parfois très petit et difficile à voir), et des épines C^d et D^d; la cuirasse a une sculpture hexagonale, et la larve à 2 griffes est en tout semblable à celle de *granulatus*.

7. **Echiniscus spitsbergensis** SCOURFIELD, *1897*. — ? *E. spitsbergensis* var. *spinuloides* J. MURRAY, *1907*. — ?*Echiniscus spinuloides* J. MURRAY, *1911*. — ? *Echiniscus Menzeli* HEINIS, *1917*.

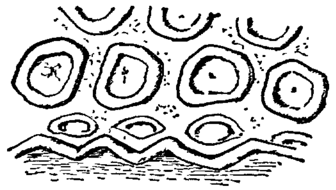


FIG. 26. — Sculpture de la plaque scapulaire, *Echiniscus spitsbergensis*.

Grande espèce mesurant jusqu'à 500 μ (fig. 27); rouge à larges yeux rouges; 3ᵉ médiane bien visible, triangulaire. L'ornementation de la cuirasse est très remarquable (fig. 26) : elle est constituée par de grands polygones à angles plus ou moins arrondis qui présentent un cercle clair intérieur, dont un point marque le centre; ces polygones sont à leur maximum de taille sur la scapulaire et la terminale; ils sont plus petits sur la frontale; on retrouve la même ornementation sur le milieu des pieds. Les appendices sont nombreux : A court, B, C, D de plus en plus longs; E est un fort spicule portant 3 ou 4 dents latérales; C^d est un filament, D^d un court piquant triangulaire. De plus, près de la base des 3 filaments B, C et D, il y a un fort piquant triangulaire (B', C', D'). La manchette du pied IV (fig. 28) porte 5 grosses dents inégales; les griffes internes de tous les pieds ont un éperon robuste et court; au pied IV seulement, les griffes externes ont aussi un éperon, droit ou dirigé vers le haut, inséré à un niveau plus proximal que l'éperon des griffes internes. — Ponte dans la mue de 2 à 5 œufs ovoïdes, rougeâtres, mesurant 72 μ de grand diamètre. La larve à 2 griffes de 165 μ présente un filament A et un spicule E bien visible; il n'y a pas encore de filaments dorsaux ou latéraux, mais seulement de petites pointes C' et D'; chez les jeunes à 4 griffes, il n'y a encore ni B, ni B'.

En France, je n'ai trouvé cette espèce qu'une fois, dans une Mousse (*Amphoridium Mougeoti*) récoltée sur une roche humide du cirque de Gavarnie; elle est signalée dans les Mousses et Lichens des Alpes, jusqu'à 4.000 m., dans le Mittelgebirge en Allemagne, en Écosse; elle paraît répandue dans les régions arctiques. Il semble donc que ce soit une espèce nordique-alpine.

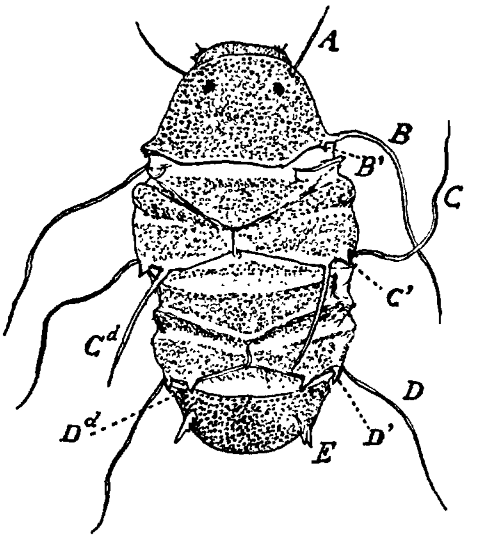


Fig. 27. — *Echiniscus spitsbergensis.*

Par la sculpture régulière de sa cuirasse, la présence d'un spicule E et de filaments latéraux, cette espèce appartient au même clan que *granulatus* et *Blumi*, mais elle s'en distingue facilement par la possession d'épines supplémentaires, D′ étant la plus constante. N'ayant trouvé cette espèce qu'une fois, je ne puis juger de sa variation que par les descriptions des auteurs précédents, en admettant que mes synonymies soient exactes : il semble que les épines latérales B′ et C′ sont inconstantes, et que l'appendice dorsal D^d peut être soit une épine triangulaire, soit un filament courbe analogue à C^d (chez *spinuloides* Murray, *1907*). Scourfield, dans son dessin assez sommaire, ne figure, parmi les piquants supplémentaires, que D′; il est possible que les autres, souvent difficiles à voir, lui aient échappé. Murray a établi en 1907 une variété **spinuloides** (arctique et d'Ecosse) érigée plus tard en espèce (1911), qui doit être un *spitsbergensis* avec B′, C′ et D′. Il est possible que le *Menzeli* (entrée de la grotte de St-Canzian près Trieste) qui n'a que les deux pointes supplémentaires D′, soit aussi un *spitsbergensis*.

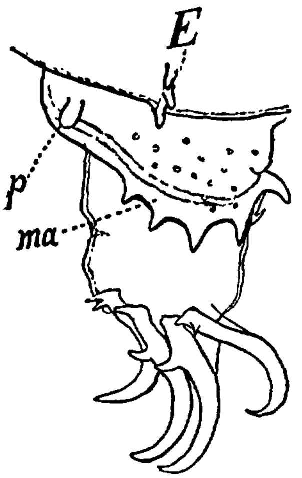


Fig. 28. — Pied IV, gauche d'*Echiniscus spitsbergensis* : E, spicule denté; *ma*, manchette épineuse; *p*, papille.

8. Echiniscus Blumi Richters, *1903*.

L'*E. Blumi* est le chef de file d'une lignée d'*Echiniscus* qui offre un exemple remarquable de mutation évolutive portant sur le nombre et la dimension des appendices dorsaux et surtout latéraux; à l'autre extrémité de la chaîne orthogénétique se trouve *E. canadensis*. Pendant cette évolution, l'ornementation des plaques de la cuirasse (fig. 29) et les carac-

tères dès griffes (fig. 32) restent constants et affirment les parentés.

E. Blumi est facile à reconnaître (fig. 30) : taille maximum de 300 à 400 μ, rouge brun, gros yeux rouges. La sculpture des plaques est bien visible sur le bouclier terminal, sur la moitié postérieure des plaques paires, et des 2 plaques médianes, et sur la scapulaire; à une certaine mise au point, on voit des cercles non tangents, se détachant sur fond obscur, dont chacun renferme un cercle inscrit; à une autre mise au point, apparaît un pavage de polygones réguliers, avec tache sombre en leur centre. Les appendices sont : A assez long, B, C et D très longs; il existe parfois un spicule E, plus ou moins développé, dans la scissure de la plaque terminale. C^d est un long filament, à peine moins long que B, C et D, tandis que D^d est un court piquant raide. La manchette du pied IV a une dizaine de pointes assez écartées; les deux griffes internes de chaque pied, aussi bien chez les larves que chez les adultes, ont un éperon bien net, recourbé vers le bas; les deux griffes externes du pied IV et presque toujours celles du pied III portent un éperon dirigé vers le haut. — Ponte de 4 œufs dans la mue; je ne sais comment est la larve au sortir de l'œuf, mais il semble qu'elle acquière rapidement les appendices de l'adulte, car chez une larve à 2 griffes de 140 μ, on voit A, B, C, D, C^d et D^d.

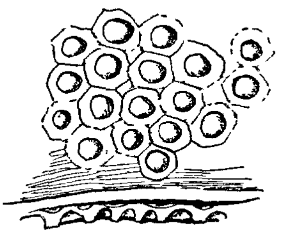


FIG. 29. — Sculpture d'une plaque d'*Echiniscus Blumi*; le bord de la plaque montre l'aspect en profil.

L'espèce présente des variations notables dans la longueur des appendices : A, B, C, D et C^d peuvent être de courts filaments, et D^d un très court piquant triangulaire; E peut être absent ou présent.

E. Blumi est certainement une espèce à large extension : en France, dans des Mousses variées, des Lichens, des Frullanies; Allemagne, Sardaigne, Suisse, Scandinavie, Spitsberg, Australie, Amérique du Sud.

9. Echiniscus canadensis J. MURRAY, *1910*.

La différence entre *canadensis* (fig. 30) et *Blumi* porte uniquement sur les appendices latéraux : chez *canadensis*, il n'y a plus que le cirre A, tous les autres ont disparu; C^d (filament) et D^d (piquant plus ou moins court) présentent le même aspect que chez *Blumi*. La larve à 2 griffes a naturellement la même constitution que l'adulte.

L'espèce est très variable : le spicule E peut être présent; C^d et D^d peuvent être courts; et le dernier si petit qu'il est très difficile d'être assuré de son existence. L'éperon des griffes externes des pieds IV et III est souvent double, l'éperon distal étant plus petit que le proximal.

L'*E. canadensis* paraît plus rare que *Blumi*; diverses localités en France, Suisse, Sardaigne, côte ouest de l'Amérique du Nord.

L'intervalle entre les deux formes extrêmes, *Blumi* et *canadensis*, est comblé

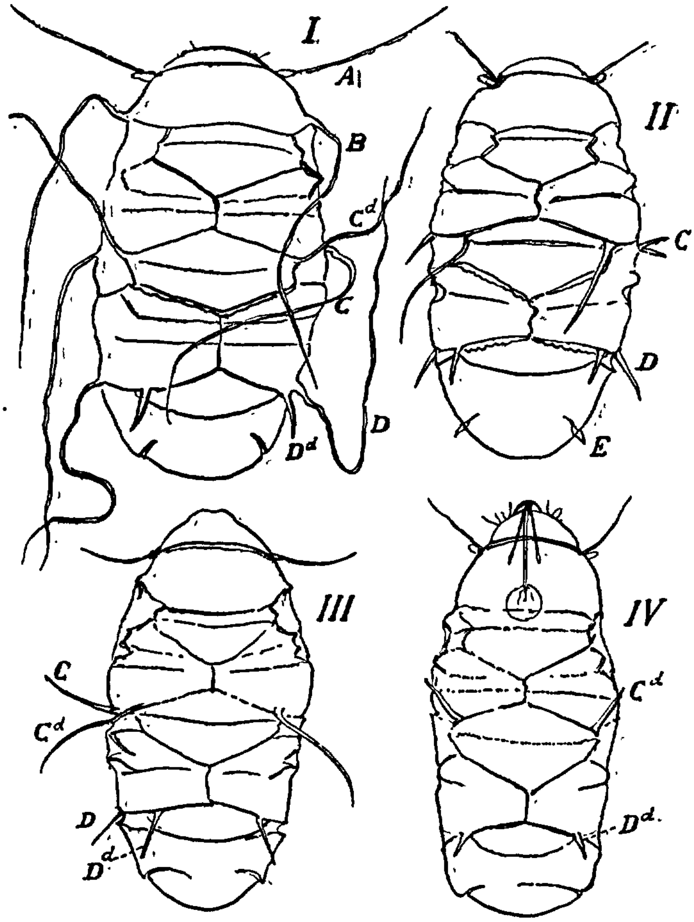


FIG. 30. — Mutation évolutive allant de l'*Echiniscus Blumi* à l'*E. canadensis* : I, *E. Blumi*, à 4 filaments latéraux et un filament dorsal; — II, *E. trisetosus* asymétrique, C et D sont des piquants, C est double à droite; C^d est un long piquant à droite et un court filament à gauche; il y a un spicule E. — III, asymétrique qui est *trisetosus* à gauche et *canadensis* à droite. — IV, *E. canadensis*.

par des espèces intermédiaires, réalisant une gradation complète, *trisetosus*, *mediantus*, *bisetosus*.

10. **Echiniscus trisetosus** CUÉNOT, *1930*. — *Echiniscus granulatus* J. MURRAY, *1905*; THULIN, *1911*; MARCUS, *1929* et *1930* (non *granulatus* DOYÈRE).

L'unique différence entre *trisetosus* (fig. 31) et *Blumi* porte sur la disparition du filament B, de sorte qu'il ne reste que les filaments A, C et D (d'où le nom de *trisetosus* que je donne à cette forme, pour remplacer celui

de *granulatus* qui lui a été attribué à tort par tous les auteurs). Le passage à *Blumi* est établi par un individu asymétrique, figuré par Marcus, qui présente d'un côté seulement un piquant B. — Ponte dans la mue de 2 à 5 œufs; la larve à 2 griffes que l'on peut rapporter à cette forme présente C et D courts et les appendices dorsaux.

La variation est intense : j'ai vu plusieurs fois C bifide d'un côté, simple de l'autre; C, D et C^d peuvent être de longs piquants et non plus des filaments ; D^d, qui est habituellement court, est parfois rudimentaire ou manque totalement; E, qui manque d'ordinaire, peut être un court spicule triangulaire, parfois un piquant assez long (les exemplaires écossais vus par Murray ont constamment un long spicule E). L'asymétrie (fig. 30) est fréquente, un appendice pouvant être long d'un côté et court de l'autre, ou pouvant même manquer d'un côté. Les éperons des griffes externes du pied IV sont parfois doubles et même triples, le proximal étant plus grand que les autres. Toutes ces variations se rencontrent dans la même Mousse avec des *trisetosus* parfaitement typiques.

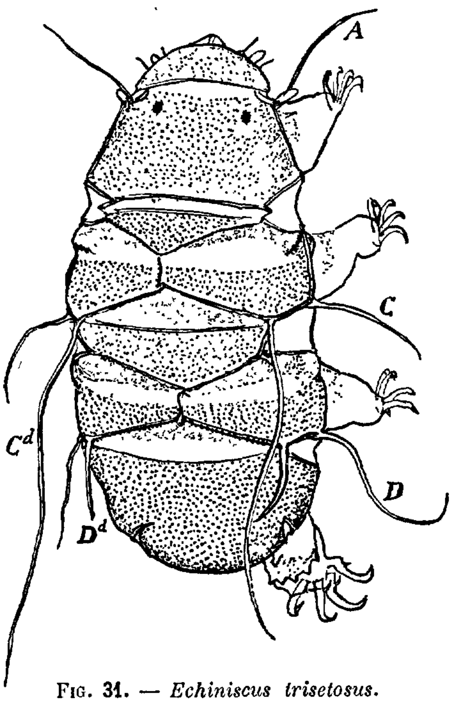


Fig. 31. — *Echiniscus trisetosus.*

Cette espèce a certainement une large extension : je l'ai trouvée en France dans de nombreuses localités; on la connaît de Sardaigne, Suisse, Allemagne, Écosse et Irlande, Suède, région arctique.

Marcus (1930) a créé une espèce *mediantus*, trouvée par lui en Écosse, Suisse et Sardaigne, chez laquelle C est un long filament; D manque ou est représenté, d'un côté ou des deux côtés, par un court piquant. On pourrait se passer de cette espèce qui n'est qu'une phase de transition : ou bien elle possède A, un filament C et un court piquant D et c'est un *trisetosus* chez lequel D est en voie de régression; ou bien il n'existe que A et C, et c'est alors (voir l'espèce suivante) un *bisetosus* chez lequel C est encore un long filament.

11. **Echiniscus bisetosus** Heinis, *1908*. — ? *Echiniscus aculeatus* Plate, *1889*.

Le *bisetosus* marque un nouveau degré dans la disparition des appendices latéraux; en dehors de A qui est constant, il n'existe plus qu'un

appendice latéral, qui est toujours un court piquant, soit en C (c'est la forme décrite par HEINIS) soit en D, d'où deux types, le *bisetosus* C et le *bisetosus* D ; j'ai rencontré un individu qui avait à gauche un D et à droite un C, tous deux sous la forme de petits piquants, et aussi un exemplaire qui ne présentait qu'un très petit piquant C d'un seul côté, de sorte que c'était presque un *canadensis*. — D'après HEINIS, la ponte dans la mue comprend 4 ou 5 œufs de 60 à 68 μ de diamètre. Les larves à 2 griffes que je rattache à *bisetosus* avaient tantôt le filament A seul, tantôt A et D.

FIG. 32. — Griffes du pied IV, *Echiniscus bisetosus*.

Plusieurs localités en France; Suisse, Sardaigne, Allemagne, Écosse, côte ouest de l'Amérique du Nord.

L'intéressante chaîne orthogénétique qui relie *Echiniscus Blumi* à *canadensis* a été reconnue indépendamment par MARCUS (qui a la priorité de publication en 1930) et par moi, dans des Mousses de plusieurs localités de Zermatt (Suisse) et de Sardaigne d'une part, dans des Mousses et Hépatiques de plusieurs localités de France, d'autre part; elle nous apprend comment se forment les espèces par de très petites étapes, qui sont même reliées entre elles par les asymétriques (peut-être sont-ce des hétérozygotes?). Le plus souvent, dans un échantillon donné de Mousse, on ne rencontre qu'une forme : en France, il en a été ainsi 18 fois; une fois seulement, dans une *Frullania*, j'ai trouvé la série complète de *Blumi* à *canadensis*, 2 fois la série *trisetosus-bisetosus-canadensis*, 4 fois *Blumi* et *trisetosus*, 2 fois *trisetosus* et *canadensis*; MARCUS a rencontré la série complète dans 3 Mousses sur 7.

Au point de vue de la nomenclature, on pourrait à la rigueur réunir tous les chaînons en une unique espèce *Blumi* (le nom le plus ancien), en élargissant convenablement la diagnose; mais il m'a paru préférable d'assigner un nom spécial à chaque forme définissable; il est très probable que tous les types peuvent s'hybrider, les hétérozygotes donnant de la disjonction mendélienne.

12. ***Echiniscus loxophthalmus** RICHTERS, *1911*.

Espèce mal connue, ressemblant à un *trisetosus* dont le C^d serait un court piquant triangulaire, D^d étant absent; mais elle présente un caractère exceptionnel pour un *Echiniscus*, les taches oculaires étant noires au lieu d'être rouges.

Norvège (Tromsö).

13. **Echiniscus testudo** (DOYÈRE, *1840*). — *Emydium testudo* DOYÈRE, *1840*. — ? *Echiniscus Bellermani* C. A. S. SCHULTZE, *1840*. — ? *Echiniscus biunguis* C. A. S. SCHULTZE, *1861* (? larve à 2 griffes). — *Echiniscus inermis* RICHTERS, *1902* (larve à 2 griffes). — *Echiniscus* sp. HEINIS, *1914* (n° 29 de MARCUS). — *Echiniscus trifilis* RAHM, *1925*.

348 μ de taille maximum (fig. 33); rouge brun à yeux rouges; la sculpture de la cuirasse dessine des trous irréguliers, peu profonds; presque toujours l'animal est sali par des particules qui adhèrent à sa surface. Quand il a son maximum d'appendices, il présente des filaments A, B, C et E (D manque constamment) et un piquant droit D^d (C^d manque constamment); mais, le plus souvent, il n'y a dans la série latérale, même à l'état tout à fait adulte, que les 3 filaments A, C, E (c'est la forme appelée *trifilis* par RAHM). Parfois sur les deux griffes internes, il y a un éperon (fig. 34) dirigé vers le bas, très petit et très difficile à voir; rien sur les deux griffes externes; manchette épineuse à petites dents. — Œufs ovoïdes, brun-rougeâtre, pondus dans la mue (4 ou 5 œufs); la larve à 2 griffes de 148 μ n'a que les deux filaments A et E, et le piquant dorsal D^d; les 4 griffes n'apparaissent qu'à la mue suivante (160 à 180 μ), ainsi que C; B est encore plus tardif.

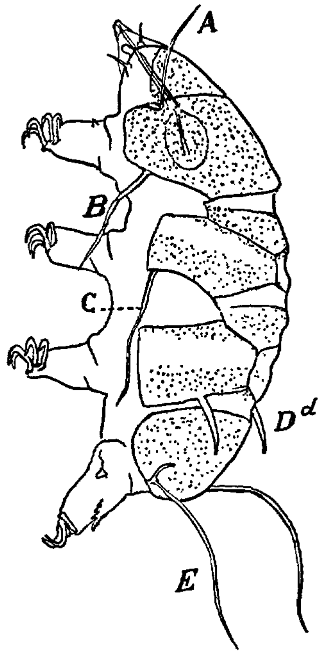


FIG. 33. — *Echiniscus testudo* à 4 filaments.

La forme la plus commune, souvent en colonie pure, est celle qui n'a que 3 filaments, A, C, E (*trifilis*); la forme *quadrifilis* (A, B, C, E) est *toujours* mélangée avec la précédente en proportions variées. L'espèce présente peu de variations : B peut exister à gauche et manquer à droite; C peut être à gauche un piquant court et manquer à droite (fig. 35); j'ai vu A double d'un côté.

Avec *quadrispinosus*, c'est l'*Echiniscus* le plus fréquent en France, dans des Hépatiques (*Frullania*), des Bryacées (notamment *Syntrichia muralis*) et des Lichens variés (surtout *Collema* et *Xanthoria*); régions arctiques, nord et centre de l'Europe, Sardaigne; Amérique du Sud (Colombie). — Il est extrêmement probable que c'est S. SCHULTZE qui a vu le premier cette espèce dans du sable de gouttière de Greifswald, mais le nom de *Bellermani* qu'il lui a donné ne peut primer

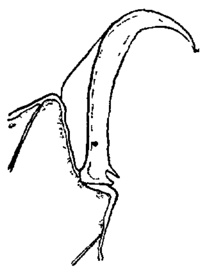


FIG. 34. — Griffe interne du pied IV, *Echiniscus testudo*, montrant le petit éperon.

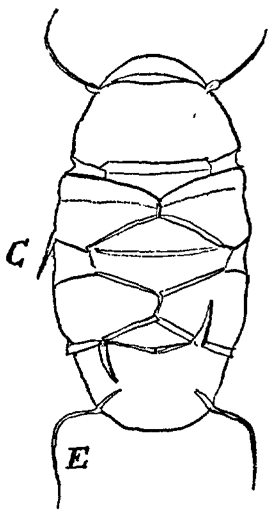


FIG. 35. — Mutant asymétrique d'*Echiniscus testudo*.

celui de *testudo*, car il attribue à son espèce 3 paires de piquants dorsaux, sans doute en raison de moyens optiques insuffisants; le *trifilis* de RAHM est la forme typique de *testudo* à 3 filaments latéraux.

14. **Echiniscus quadrispinosus** RICHTERS, *1902*. — ? *Echiniscus Creplini* C. A. S. SCHULTZE, *1861*. — ? *Echiniscus scrofa* RICHTERS, *1902*.

FIG. 36. — Bord d'une plaque médiane, *Echiniscus quadrispinosus*, montrant les deux sculptures.

Jusqu'à 280 μ de long, rouge foncé à yeux rouges (fig. 37). Les plaques de la cuirasse présentent de très fines ponctuations, visibles seulement à l'immersion et des trous irréguliers, dessinant une réticulation (fig. 36) qui est très souvent arrangée de telle façon qu'il reste des avenues lisses, visibles sur la plaque scapulaire (avenue médiane et parfois avenues latérales perpendiculaires) et surtout sur le bouclier terminal (avenue transverse réunissant les extrémités rostrales des deux incisures, et parfois avenue médiane); ce dessin, très caractéristique de l'espèce, a été bien représenté par MURRAY; il me paraît inutile d'établir pour cela une variété *cribrosus* MURRAY, 1907. Il y a une 3e petite plaque médiane. Quand les appendices sont au complet, il y a des filaments A, B, C, D, E de longueur variable et de forts piquants dressés C^d et D^d. La manchette du pied IV a 8 ou 9 petites dents inégales; les griffes internes ont un éperon droit incliné vers la base; les griffes externes sont habituellement inermes, mais j'ai vu une fois sur un *quadrispinosus* authentique un très court éperon droit sur la plupart des griffes externes des 4 pieds. — Ponte dans la mue de 2, 3 ou 4 gros œufs rouge brun. La larve à 2 griffes jeune a seulement A et E et les deux piquants dorsaux; puis, quand elle atteint environ 140 μ, il apparaît en

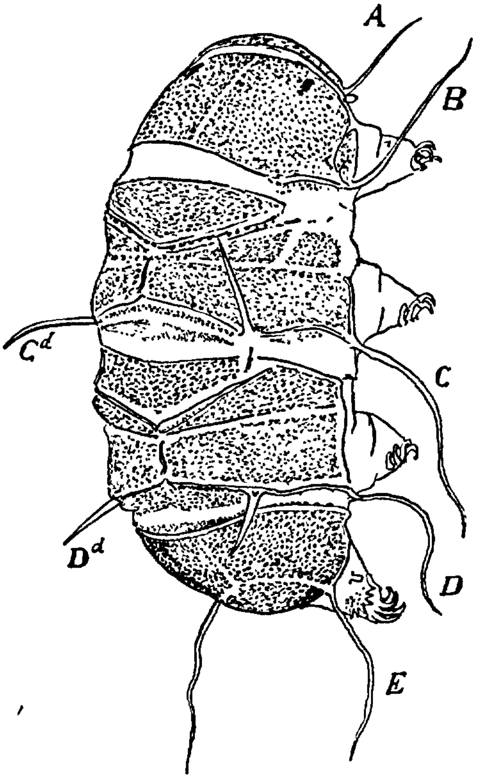


FIG. 37. — *Echiniscus quadrispinosus* à 5 filaments latéraux.

plus des petits piquants latéraux C et D. La forme à 4 griffes a longtemps 4 paires de filaments latéraux A, C, D et E; une race acquiert précocement B, qui n'apparaît que tardivement ou pas du tout dans une autre race.

L'espèce est très variable : B, C, D et E, qui sont typiquement des filaments plus ou moins longs, peuvent être des piquants raides, parfois très courts; C^d, habituellement de même taille que D^d, est parfois très court, à peine visible; MURRAY décrit en Écosse des exemplaires qui n'ont aucune armature dorsale. Beaucoup de cas d'asymétrie : B, court à droite, manque à gauche; C, piquant à droite, court filament à gauche; C^d, piquant normal à gauche, filament assez long à droite; quelques cas de bifidité symétrique ou non portent sur A ou sur D (variété *fissispinosus* MURRAY 1907, d'Écosse).

C'est l'*Echiniscus* le plus commun en France, dans des Lichens variés, des Mousses (Bryacées et Hypnacées), mais surtout dans les *Frullania* de troncs d'arbres qui sont l'habitat favori; régions arctiques, Scandinavie, Angleterre, Suisse (surtout dans *Frullania dilatata*) jusqu'à 1.800 m., Canaries, Afrique Est, Amérique du Sud. Il est très probable que c'est S. SCHULTZE qui, le premier, a vu cette espèce, mais son dessin de *Creplini* montre des piquants qui n'existent pas chez *quadrispinosus* (? mauvaise interprétation de sutures ou de plis); je regarde *scrofa*, remarquable par la multiplicité des divisions de la cuirasse, comme un *quadrispinosus* qui présenterait à l'approche de la mue une accentuation des sculptures, suggérant des plaques autonomes; j'ai vu parfois des *quadrispinosus* présentant bien cet aspect *scrofa*. Il est très possible que le *filamentosus* PLATE 1888, décrit d'une façon inutilisable, se rapporte aussi à cette espèce.

15. ***Echiniscus simba*** MARCUS, *1928*.

Se distingue de *quadrispinosus* par l'absence de la 3e plaque impaire et la brièveté ou l'absence de D^d.

Autriche, Sardaigne.

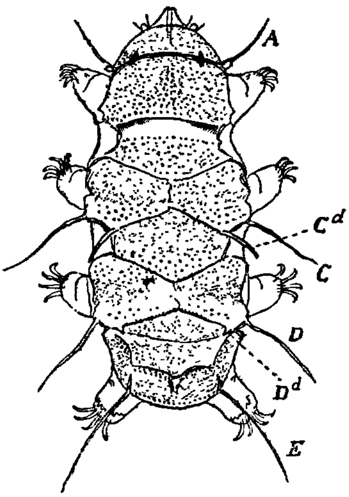


FIG. 38. — *Echiniscus merokensis*, race à 4 filaments latéraux.

16. **Echiniscus merokensis** RICHTERS, *1904*. — ? *Echiniscus muscicola* PLATE, *1889*.

Jusqu'à 205 µ (RICHTERS dit 324) (fig. 38); rouge, yeux rouges; ponctuation assez grossière, s'interrompant parfois sur la ligne médiane de la scapulaire; la 3e plaque médiane est bien développée et ponctuée; le bouclier terminal est très nettement caréné (c'est la caractéristique la plus constante de l'espèce). Quand il y a le maximum d'appendices, A, B, C, D et E sont des filaments plus ou moins longs; C^d est un long piquant raide et grêle, tandis que D^d est un court piquant triangulaire. Manchette du

pied IV bordée de petites dents; les griffes internes ont un éperon bien net dirigé vers le bas. — Ponte dans la mue de 2 à 4 œufs rouges, ovoïdes, de 56 μ de grand diamètre; la larve à 2 griffes de 115 μ n'a que deux courts filaments A et E, et pas d'appendices dorsaux; j'ai vu aussi une larve à 2 griffes ayant A, D et E.

L'espèce est très polymorphe : il y a tout d'abord deux races, l'une à 4 filaments latéraux (B manque) qui est la plus répandue, et l'autre à 5 (variété *suecicus* THULIN, *1911*); la longueur des appendices varie beaucoup : C^d peut devenir un piquant plus ou moins court, puis une simple pointe triangulaire et enfin faire défaut; D^d peut s'allonger à l'égal de C^d ou s'effacer, si bien que les deux appendices dorsaux peuvent manquer; à noter aussi de fréquents cas d'asymétrie des piquants dorsaux. Tous ces variants se rencontrent avec le type dans le même échantillon de Mousse.

Trouvé dans diverses régions de France et en Corse, dans des Hépatiques (*Frullania*), Mousses et Lichens, généralement à une certaine altitude; régions arctiques, Scandinavie, Suisse, Finlande, Pyrénées.

17. ***Echiniscus oihonnae*** RICHTERS, *1903*. — ? *Echiniscus columinis* J. MURRAY, *1911*.

300 μ; la 3e plaque médiane doit être absente ou peu visible, car elle n'est pas représentée sur les trois dessins de RICHTERS, J. MURRAY et RAHM; ornementation en gros points réguliers; le bouclier terminal n'est pas nettement caréné. Les appendices latéraux sont au complet : A est un long filament, B et D sont courts, C et E très longs; C^d est un long piquant ou filament, D^d un piquant large et court. Il paraît y avoir souvent de courts piquants C′ et D′. Des éperons sur les griffes internes et parfois sur les griffes externes du pied IV. — Ponte de 5 œufs dans la mue.

Espèce nordique et alpine : régions arctiques, Scandinavie, Écosse, Suisse (4.000 m.), Finlande. Il est possible que *oihonnae* soit une bonne espèce ou un mélange d'espèces, mais il faudrait être mieux renseigné sur l'étendue de ses variations, qui paraît grande, pour marquer avec certitude sa séparation d'avec *merokensis*, *columinis* J. MURRAY, *1911* (Irlande) et un certain nombre d'*Echiniscus* sp. (nos 10, 11, 12 de MARCUS), d'Écosse et des Feroë.

18. ***Echiniscus tympanista*** J. MURRAY, *1911*.

240 μ, rouge; B, C, D, E, C^d, piquants épais terminés par un bouton; D^d est un piquant. Il y a de courts piquants B′, C′, D′, E′, ce dernier près du sommet rostral de l'incisure du bouclier terminal.

Écosse.

19. ***Echiniscus militaris*** J. MURRAY, *1911*.

200 μ, rouge. L'ornementation des plaques est en petits cercles serrés et réguliers; série latérale complète A, B, C, D, ces deux derniers très longs, et E spicule massif. Dans la série dorsale, C^d et D^d sont des épines

épaisses, beaucoup plus que chez les autres *Echiniscus*; il y aurait en plus des épines grêles B^d, à la marge postérieure de la scapulaire, ce qui est tout à fait exceptionnel.

Irlande (Castlebar).

20. ***Echiniscus lapponicus** Thulin, *1911*.

192 μ, rouge, rarement incolore. Ornementation régulière de petites ponctuations groupées; bouclier terminal à facettes. Les appendices latéraux sont le cirre A et les filaments B, C, D, E de médiocre longueur; C^d est un long piquant et D^d une courte épine triangulaire; ce qui est tout à fait nouveau, c'est la présence de piquants supplémentaires sur le bord caudal des plaques paires, si près de la ligne médiane qu'ils se croisent en ciseaux. Manchette du pied IV à 5 ou 6 fortes dents; les griffes internes ont un éperon courbe tourné vers le bas, les griffes externes du pied IV un petit éperon droit. — La larve à 2 griffes (95 μ) présente A, E, C^d, D^d et les 2 épines submédianes des plaques paires n° 2.

Cette espèce, facile à reconnaître, est connue de Laponie, Finlande, Fribourg (Suisse).

ORDRE DES MACROBIOTI

[*Eutardigrada* Richters, 1926].

G. MILNESIUM Doyère, 1840 [1].

Le *Milnesium* dont on ne connaît qu'une seule espèce s'écarte si fortement des autres *Macrobioti* que l'on pourrait aussi bien l'ériger en ordre équivalent aux *Echinisci* et aux *Macrobioti*. Il présente des cirres céphaliques sensoriels, mais non homologues à ceux des *Echinisci*, et il n'y a pas de placoïdes dans le bulbe allongé; les griffes pédieuses sont d'un type tout à fait original, mais il y a un cloaque comme chez les *Macrobioti*.

Milnesium tardigradum Doyère, *1840*. — *Acrophanes Schlagintweitii* Ehrenberg, *1858*. — *Milnesium alpigenum* Ehrenberg, *1854*. — *Arctiscon tardigradum* F. v. P. Schranck (Thulin, *1911*). — *Milnesium quadrifidum* Nederström, *1919*.

Grande taille, jusqu'à 1,2 mm.; corps segmenté en anneaux inégaux. Les cellules épidermiques renferment un pigment brun jaunâtre, extrêmement variable en quantité (la Milnésie est parfois aussi colorée qu'*Hypsibius Oberhäuseri*), qui paraît le même que celui de cette dernière espèce, car, par l'action des alcalis, il vire aussi au pourpre et se dissout. Yeux noirs volumineux. L'extrémité antérieure est compliquée (fig. 39) : lorsqu'elle est en parfaite extension, on voit sortir de la bouche 6 lobes

1. Nom donné en souvenir d'Henri Milne-Edwards.

ou palpes internes formant clapets; l'anneau péribuccal porte 6 palpes externes, alternant avec les précédents; un peu plus bas, de chaque côté du corps, on voit encore un autre palpe court; les 6 palpes externes et les 2 palpes latéraux reçoivent des nerfs émanant du cerveau. Stylets courts avec supports dentaires grêles; tube buccal très large et court, aboutissant à un bulbe allongé qui ne renferme pas de pièces chitineuses; l'animal est carnivore (voir p. 9). Chaque pied porte deux diplogriffes symétriques par rapport au plan médian du pied; celui-ci est bilobé et au bout de chaque lobe (fig. 40) se dresse une griffe longue et grêle qui porte 2 très petites pointes accessoires; à la base de chaque lobe, se trouve une griffe courte, massive, portant 2, 3 ou même 4 éperons recourbés dans des plans différents; griffe grêle et griffe massive sont en réalité les 2 branches d'une diplogriffe. Les mâles sont petits (pas plus de 500 μ) et rares (1 pour 25 ♀); chez eux les griffes massives du pied I n'ont que deux éperons. — Ponte dans la mue, d'un nombre très variable d'œufs (de 4 à 8; HEINIS en Suisse dit de 16 à 18); les œufs ovoïdes ou sphériques sont opaques, d'un gris jaunâtre et mesurent 90 μ sur 100 ou 115 de grand diamètre; les jeunes de 200 μ sont incolores et ont la même structure que les adultes.

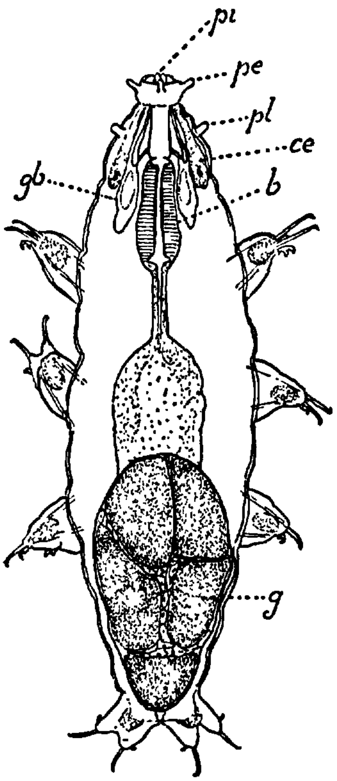


FIG. 39. — *Milnesium tardigradum* ♀, vue dorsale : *b*, bulbe; *ce*, lobe latéral du cérébroïde portant la tache oculaire; *g*, ovaire; *gb*, glande buccale; *pe*, palpe externe; *pi*, palpes internes; *pl*, palpe latéral.

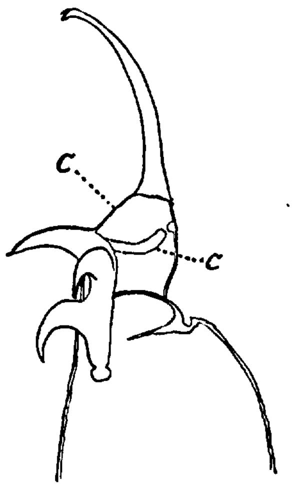


FIG. 40. — Griffe grêle et griffe courte, pied III, *Milnesium tardigradum* : *c*, bandes cuticulaires unissant les deux griffes.

L'espèce ne présente guère de variations que dans les griffes massives : chez le type décrit par DOYÈRE les griffes massives sont dissemblables sur un même pied : l'antérieure ou interne a 3 éperons, la postérieure ou externe n'en a que

2; le plus souvent, comme Ehrenberg, Richters et Heinis l'ont vu dans des exemplaires de provenances diverses, les deux griffes massives de chaque pied ont 3 éperons; en France, j'ai trouvé fréquemment les deux formes. Nederström a rencontré en Laponie quelques individus où toutes les griffes courtes ont 4 éperons; il y a aussi des mélanges sur un même individu, 2 : 3 sur un pied et 3 : 3 sur un autre ou bien 3 : 4 sur le pied IV. Ce sont probablement des variations héréditaires, puisqu'elles présentent une certaine localisation géographique.

Fréquent en France et en Corse dans les Frullanies, Mousses et Lichens, particulièrement dans les *Xanthoria* où je l'ai rencontré 16 fois sur 41 examens; a été trouvé parfois dans l'eau (zone des *Chara*, Lünersee et lac de Genève). Cosmopolite, depuis les régions arctiques (Spitsberg, Laponie) jusqu'aux antarctiques (Kerguelen, Neu-Amsterdam, etc.); toute l'Europe, de Gibraltar à la Laponie; Asie (Himalaya jusqu'à 6.000 m.), Afrique, les 2 Amériques, Australie. — Il me paraît sans aucun intérêt de se demander si l'*Arctiscon tardigradum* de v. Paula Schranck (trouvé dans l'eau de fossés) ou ce que Spallanzani et Dutrochet appellent « le Tardigrade » sont des *Milnesium*; on ne peut rien tirer de leurs descriptions. L'*Acrophanes* d'Ehrenberg est sûrement un *Milnesium* en train de muer (stade simplex); quant à l'*alpigenum* et au *quadrifidum*, ce sont des variants de *tardigradum*.

G. MACROBIOTUS C. A. S. Schultze, 1834.

Chaque pied a 2 diplogriffes symétriques par rapport au plan médian du pied, la branche interne de chaque diplogriffe portant 2 petites pointes accessoires; au pied de chaque diplogriffe la cuticule porte une lunule. Le tube buccal présente du côté ventral un tendon chitineux, sorte de renfort. Les œufs, revêtus d'une coque ornée, sont toujours pondus isolément ou par petits paquets. Une soixantaine d'espèces dont la moitié est incertaine; environ 21 espèces européennes dont j'ai rencontré 13 en France.

1. **Macrobiotus Hufelandi** [1] C. A. S. Schultze, *1834*. — *Macrobiotus eminens* Ehrenberg, *1859*. — *Macrobiotus interruptus* P. della Valle, *1914*. — ? *Macrobiotus diodon* P. della Valle, *1914*.

Espèce de grande taille, les femelles dépassant parfois le millimètre (maximum constaté : 1.059 μ, 1.200 μ au Canada, d'après Murray); les mâles mûrs sont toujours plus petits et ne dépassent pas 375 μ. Oculé, les 2 taches oculaires noires étant au niveau de l'équateur du bulbe lorsque l'animal est bien étendu. La cuticule présente des petits points brillants, épars, mais présentant cependant une certaine régularité de distribution; l'épiderme renferme par plages des grains gris qui, chez les individus âgés, sont assez abondants pour que l'animal devienne opaque; les plages dessinent une huitaine de bandes transverses, les 3^e, 4^e et 5^e peuvent être réunies par un large pont médian; le pigment se dissout sans virage dans la potasse caustique. Les diplogriffes en Y présentent

1. Nommé en l'honneur du médecin Hufeland qui avait écrit un livre (Macrobiotik, 1796) sur l'art de prolonger la vie humaine.

le type du genre (fig. 41) et ont à leur base une lunule bien nette; la branche interne, celle qui porte les deux pointes accessoires, est un peu plus grande que l'autre. Bouche entourée de 8 lamelles quadrangulaires, suivie d'un vestibule présentant plusieurs rétrécissements annulaires; lumière du tube buccal large de 4 μ; bulbe ovoïde (fig. 42) dont chaque série de placoïdes comprend deux bâtonnets et un comma; chez les adultes, le bâtonnet I qui touche l'apophyse par son extrémité rostrale acuminée est notablement plus long que le bâtonnet II et présente en son milieu un étranglement; le bâtonnet II se termine souvent en boule; le comma est toujours bien visible; chez les jeunes individus, les bâtonnets I et II, relativement plus courts, sont à peu près égaux. — L'ovaire des femelles ovigères montre de 3 à 6 œufs complètement développés, alignés, dont la ponte doit être simultanée; les œufs sont libres, généralement isolés, rarement accolés à 2, 3 et même 5; parfaitement sphériques, leur diamètre varie de 52 à 99 μ (70 μ est la dimension la plus fréquente); assez rarement on trouve des œufs ovoïdes dont le grand axe mesure de 66 à 92 μ; la coque est recouverte d'ornements (fig. 43), tout à fait caractéristiques de l'espèce, ayant

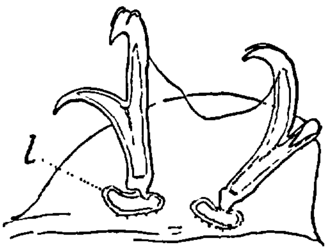


Fig. 41. — Les deux diplogriffes du pied IV de droite, *Macrobiotus Hufelandi* : *l*, lunule.

Fig. 42. — Armature bulbaire, *Macrobiotus Hufelandi* : *a*, apophyse; *c*, comma.

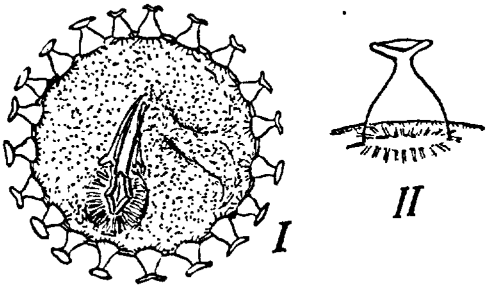


Fig. 43. — *Macrobiotus Hufelandi* : I, œuf embryonné, race à petit nombre de coquetiers; II, un coquetier fortement grossi, montrant les ponctuations rayonnantes de la base.

la forme de coquetier ou du verre à pied des chimistes; autour de chaque verre la coque présente de petites ponctuations disposées radialement et des ponctuations dans les intervalles. Les irrégularités de forme des ornements, rares du reste, consistent en un allongement ou une déformation du coquetier.

Il y a certainement des races d'*Hufelandi* : les seules que j'aie pu distinguer

avec certitude sont caractérisées par les ornements des œufs : tantôt les coquetiers sont peu nombreux, assez gros, de forme bien régulière; tantôt ils sont nombreux, plus petits, moins saillants; Richters a déjà figuré ces deux sortes d'œufs. Il y a évidemment en jeu des facteurs héréditaires, car il arrive souvent qu'un échantillon de Mousse ne renferme qu'un seul des deux types d'œufs. Sur environ 200 œufs, j'ai compté (aussi exactement qu'on peut le faire) le nombre des coquetiers visibles sur la coupe optique de l'œuf et construit le polygone de fréquence : le minimum d'ornements est 17, le maximum 35; la courbe est bimodale, avec un mode vers 19-20, et un autre vers 26.

Le *M. Hufelandi* est le Tardigrade de beaucoup le plus commun; il est rare qu'on n'en trouve point dans les échantillons d'Hépatiques, de Mousses, de Lichens, de débris végétaux, qu'ils proviennent d'une station très sèche ou constamment humide. On l'a rencontré sur la terre entière, de l'arctique à l'antarctique, et de la Nouvelle-Zélande à la Terre de Feu, aussi bien sur les hautes montagnes que dans la plaine.

La figure et la description de Schultze sont assez mauvaises, et elles conviendraient aussi bien à d'autres espèces, mais Doyère a représenté le premier l'œuf avec ses ornements caractéristiques et attaché ainsi le nom d'*Hufelandi* au Macrobiote producteur de cet œuf.

2. **Macrobiotus recens**, n. sp.

Adulte de 624 μ; yeux bien nets. L'animal est presque absolument identique à l'espèce précédente au point de vue des téguments, de l'appa-

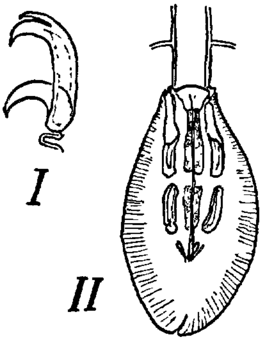


Fig. 44. — *Macrobiotus recens* : I, diplogriffe du pied IV. — II, bulbe pharyngien.

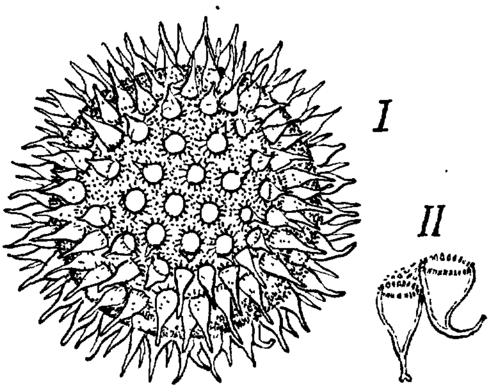


Fig. 45. — *Macrobiotus recens* : I, œuf entier. — II, deux ornements fortement grossis.

reil digestif, des griffes; cependant le tube buccal est un peu plus large (9 μ) et les pointes accessoires des griffes plus fortes que chez *Hufelandi* (fig. 44). — Mais les œufs sont très différents (fig. 45) : sphériques, de 78 à 85 μ de diamètre (sans les ornements), de couleur testacée pâle, leur coque est hérissée de longs cônes dressés (8 μ de haut), creux, dont l'intérieur paraît souvent cloisonné; parfois l'apex est brièvement bifurqué. La base de chaque cône est entourée de ponctuations rayonnantes et les

espaces restés libres entre celles-ci sont également ponctués. L'attribution des œufs est certaine, car j'ai vu l'armature bulbaire dans des œufs embryonnés.

Cette espèce nouvelle n'a été trouvée que dans une seule station, à la Tardière (Vendée), dans un mélange de *Frullania*, *Hypnum* et *Usnea*; elle était accompagnée de *Pseudechiniscus suillus*, *Echiniscus merokensis*, *Macrobiotus hibernicus*, œufs de *Macrobiotus Hufelandi*, *Hypsibius pallidus*. Je lui ai donné le nom de *recens* (nouvellement apparue), par allusion aux idées de Willis sur l'ancienneté des espèces à large extension géographique et la nouveauté relative de celles dont l'aire est très limitée.

3. ***Macrobiotus furciger*** J. Murray, *1907* (ex *Macrobiotus furcatus* J. Murray, *1906*, nom préoccupé).

600 μ, oculé, yeux antérieurs; griffes et tube buccal large du type *Hufelandi*; armature bulbaire de 3 bâtonnets et un gros comma. — Œuf de 83 μ de diamètre (sans les ornements), recouverts d'ornements en forme de verre renversé, analogues à ceux d'*Hufelandi*, mais dont l'apex est dichotomisé, souvent deux ou trois fois; un cercle de ponctuations à la base de chaque ornement.

Wannsee près Berlin (Marcus); région antarctique.

4. ***Macrobiotus orcadensis*** J. Murray, *1907*.

Adulte inconnu; oculé, griffes et tube buccal large du type *Hufelandi*, armature bulbaire comme celle de *furciger*. — Œuf petit, mesurant 77 μ (ornements compris), recouvert d'ornements identiques à ceux de *furciger*, à cela près que les pointes sont moins régulièrement dichotomes et se terminent par 2, 3 petites divisions ou plus; il y a sur la coque des ponctuations entre les ornements, mais pas de cercle basal autour de ceux-ci.

Écosse, îles Orkney, Finlande.

5. ***Macrobiotus granulatus*** Richters, *1903*.

Jusqu'à 800 μ, oculé. La cuticule est finement granulée, la ponctuation devenant plus serrée sur les pieds et spécialement sur ceux de la 4e paire. Griffes du type *Hufelandi*; la lunule porte une dizaine d'épines rayonnantes; 2 bâtonnets égaux et un petit comma dans le bulbe. — Gros œuf de 160 μ de diamètre, recouvert d'ornements constitués par un court bâtonnet divisé au sommet en 3-5 rameaux.

Merok (Norvège).

6. **Macrobiotus Schultzei** Greeff, *1866*. — *Macrobiotus Harmsworthi* Thulin, *1911* (non *Harmsworthi* J. Murray, *1907*). — *Macrobiotus astronensis* P. della Valle, *1914*. — ? *Macrobiotus Richtersi* J. Murray, *1911* (Marcus, *1929*).

Grande espèce, jusqu'à 700 μ de long, ayant tout à fait l'aspect d'un

Hufelandi, dont on ne peut la séparer qu'en analysant les caractères. Les cellules épidermiques renferment de fins grains un peu gris; on ne voit jamais les points brillants de la cuticule qui existent chez *Hufelandi*; l'animal est constamment aveugle.

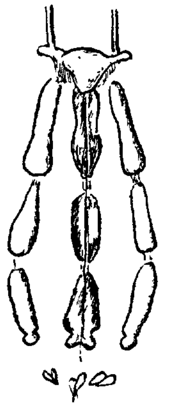


FIG. 46. — Armature bulbaire, *Macrobiotus Schultzei.*

L'orifice buccal est entouré de deux couronnes de lamelles, que l'on ne voit bien que sur l'animal en extrême extension : une intérieure de 8 pièces allongées, formant tronc de cône, et une extérieure de 8 à peu près carrées, accolées à la base des précédentes. Tube buccal très large (une dizaine de μ); l'armature bulbaire (fig. 46) est constituée par 3 bâtonnets allongés, II étant souvent très proche de I, et III se terminant à l'extrémité inférieure par une sorte de boule; il y a enfin un comma volumineux, relativement éloigné de la boule du bâtonnet III. Diplogriffes très semblables à celles d'*Hufelandi,* à cela près que les deux éperons sont plus largement séparés que chez ce dernier, et dessinent un V (surtout chez le jeune). — Œufs libres, revêtus de cônes un peu obtus, non serrés les uns contre les autres; dans les espaces laissés libres il y a un pavage irrégulier de petites plaquettes (*areolae*), disposées d'une façon plus ou moins radiale autour des bases des cônes; l'œuf a environ 65 μ de diamètre, sans les cônes, et 92 y compris ceux-ci.

Espèce très répandue dans toutes les régions de France, dans des Mousses et Lichens d'endroits très secs, ou entre les feuilles mortes; aussi en Allemagne, Italie, Scandinavie, Écosse, Irlande, Suisse, Sardaigne, Afrique et Samoa.

L'identification avec l'espèce de GREEFF est basée sur son excellente figure, où l'on voit bien l'armature bulbaire, et sur le fait que l'animal est aveugle, caractère que THULIN retrouve dans ce qu'il appelle à tort *Harmsworthi,* et que DELLA VALLE mentionne chez son *astronensis* (« occhi assenti costantemente »). *M. Richtersi* (Irlande, Suisse, Sardaigne) est très voisin de *Schultzei* (aveugle, grande taille, œsophage large, bulbe), mais il est fortement pigmenté, d'après MURRAY; les cônes de l'œuf sont parfois tronqués au sommet, ce qui leur donne l'aspect de flacons.

7. **Macrobiotus areolatus** J. MURRAY, *1907.* — *Macrobiotus echinogenitus* var. α RICHTERS, *1904.* — *Macrobiotus echinogenitus* RICHTERS var. *areolatus* J. MURRAY, *1907.* — *M. areolatus* J. MURRAY, *1910.* — *Hypsibius areolatus* J. M. (MARCUS, *1929*).

Grande espèce, dépassant 553 μ (MURRAY dit 800 μ); cellules épidermiques renfermant de fines granulations grises, parfois assez abondantes pour que l'animal soit complètement opaque; MURRAY dit que les vieux individus du Canada sont fortement pigmentés en brun sombre, les jeunes étant incolores et transparents. Yeux toujours présents, mais très variables, tantôt dessinant une tache noire bien nette, tantôt formés de petits

grains noirs, qui peuvent être peu visibles. Lamelles péribuccales et large tube buccal comme chez *Schultzei*; l'armature bulbaire (fig. 47) comprend 3 bâtonnets allongés, I étant plus grand que II, avec lequel il est souvent en contact; III est à peu près aussi grand que I et se termine par une extrémité en boule; il y a un très petit comma, très difficile à voir, qui ne peut être aperçu (et pas toujours) que dans des préparations éclaircies à la potasse et à la glycérine. Griffes en V comme dans l'espèce précédente; la lunule a souvent un contour vaguement crénelé. — L'œuf diffère à peine de celui de *Schultzei*; l'œuf (fig. 48) sans les ornements a environ 60 μ de diamètre, et de 84 à 111 μ avec les cônes (Murray dit jusqu'à 180 μ!); les cônes que l'on peut compter sur la coupe optique varient en nombre du simple au double (9 à 18); chaque cône a un double contour et est marqué de fines stries; entre les cônes, on voit comme dans l'espèce précédente un pavage plus ou moins régulier de petites plaques; l'attribution de cet œuf à *areolatus* est certaine, parce que j'ai vu l'embryon avec son armature bulbaire caractéristique, et parce que ces œufs coexistent toujours avec le Macrobiote oculé sans gros comma. En somme, cette espèce diffère de la précédente par la présence d'yeux et l'absence d'un gros comma; c'est certainement à tort que Marcus (du reste avec un fort doute) la place dans le genre *Hypsibius*.

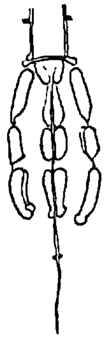


Fig. 47. — Armature bulbaire, *Macrobiotus areolatus*.

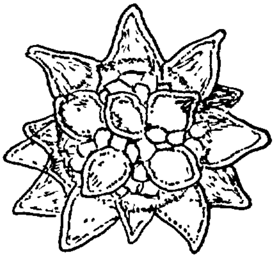


Fig. 48. — Œuf de *Macrobiotus areolatus*, variété ayant des cônes peu nombreux.

Espèce très répandue en France dans des Mousses et Lichens d'endroits secs; Rhénanie, Suisse (jusqu'à 2.016 m.), Finlande, Écosse, Irlande, Shetland, régions arctiques; cosmopolite (Afrique, Australie, Nouvelle-Zélande, les deux Amériques, Himalaya, etc.).

8. **Macrobiotus echinogenitus** Richters, *1903*. — *Macrobiotus echinogenitus* var. β Richters, *1904*. — *Macrobiotus Harmsworthi* J. Murray, *1907*. — *Macrobiotus tetrodon* P. della Valle, *1914*. — *Macrobiotus interruptus* P. della Valle, *1914*.

Espèce de grande taille, jusqu'à 480 μ (J. Murray dit 651 μ); fines granulations épidermiques; yeux toujours présents et bien visibles (fig. 50); ils fournissent un caractère permettant de séparer *echinogenitus* de l'*Hufelandi*, auquel il ressemble beaucoup à première vue; lorsque l'animal est en complète extension, la ventouse buccale étant bien saillante, les taches oculaires sont presque toujours au-dessus du bord supérieur du

bulbe, à peu près au niveau de l'articulation de la base des stylets et du support, tandis que chez *Hufelandi*, pareillement étendu, les yeux sont au niveau de l'équateur bulbaire. Lamelles péribuccales et tube buccal large comme chez les deux espèces précédentes; l'armature bulbaire comprend trois bâtonnets bien séparés, I plus ou moins allongé, II souvent globuleux et plus petit que I, III à peu près de la même taille que I, se terminant d'habitude par une boule; un gros comma beaucoup plus proche de III que chez *Schultzei*. Griffes à lunules comme d'ordinaire (fig. 49). — L'œuf (fig. 51) diffère nettement de celui des deux espèces précédentes; il mesure environ 50 μ de diamètre, sans les cônes, et 82 μ avec ceux-ci; il est recouvert de cônes plus ou moins nombreux, un peu écartés les uns des autres, chacun d'eux ayant un double contour, le contour interne étant comme pointillé; la surface de la coque visible entre les bases des cônes est lisse, sans trace du pavage polygonal de *Schultzei* et d'*areolatus*. L'attribution de l'œuf est certaine par la coïncidence constante de cette coque sans pavage avec le *Macrobiotus* oculé à comma rapproché du bâtonnet III.

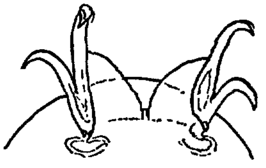


Fig. 49. — Diplogriffes du pied IV, vue ventrale, *Macrobiotus echinogenitus*.

Espèce répandue en France et en Corse (1.000 m.), mais moins commune que les précédentes; Allemagne, Finlande, régions arctiques et antarctiques, Afrique, Asie, Sumatra, Australie, les deux Amériques; signalée parfois dans des lacs de Suisse (Heinis).

Il y a tout un groupe d'espèces qui ressemblent tellement à *Hufelandi* par leur habitus général et leurs mouvements que les premiers auteurs, Doyère et Plate, les ont confondues avec cette dernière; Richters, par l'étude des œufs, a le premier reconnu avec précision, en 1903, qu'il y avait deux formes distinctes, l'une à œuf recouvert de coquetiers (*Hufelandi*), l'autre à coque hérissée de cônes qu'il appela *echinogenitus*, mais il n'y a pas qu'une espèce à œuf recouvert de cônes! J'en ai délimité trois, deux possédant des œufs à pavage de plaquettes, et une sans pavage, cette dernière me paraissant

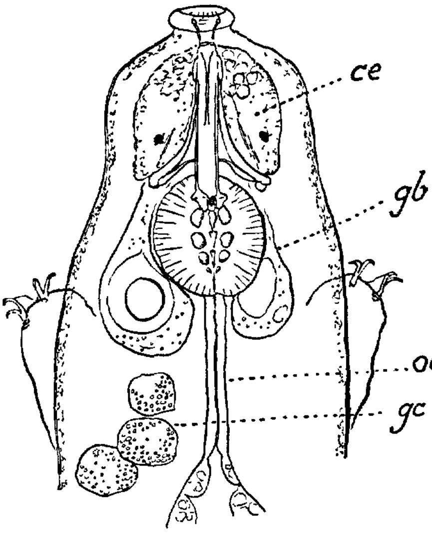


Fig. 50. — Extrémité antérieure, vue dorsale, *Macrobiotus echinogenitus* : *ce*, lobe latéral du cerveau; *gb*, glande buccale montrant la grande vacuole centrale; *gc*, globule cavitaire; *œ*, œsophage.

bien être celle que Richters a vue. J'ai supprimé le *crenulatus* Richters, 1907, caractérisé par des lunules à bord crénelé ou denté; ce détail se voit souvent chez les grands *areolatus* et, du reste, Richters a renoncé lui-même à son espèce. Il est probable qu'il y a encore en Europe d'autres espèces du même clan, par exemple l'*echinogenitus* β Richters, 1904, à œuf recouvert de cônes sans pavage entre leurs bases, et à armature bulbaire de 2 bâtonnets égaux et un petit comma (région arctique); de même le *Macrobiotus montanus* J. Murray, 1910 (Alpes suisses; ? Écosse, etc.) qui a 3 courts bâtonnets et un comma dans le bulbe, et dont l'œuf est recouvert, non de cônes, mais de tubercules arrondis (comme l'œuf d'*Hypsibius Oberhäuseri*, fig. 69); *montanus* a les yeux antérieurs, dans la partie rostrale du cerveau, comme *echinogenitus*.

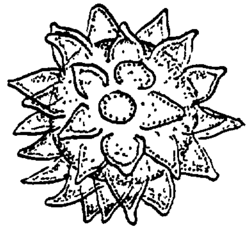


Fig. 51. — Œuf de *Macrobiotus echinogenitus*.

9. **Macrobiotus Pullari** J. Murray, *1907*.

Animal incolore ou à peine teinté de brun, mesurant jusqu'à 358 μ de long (Murray dit 570 μ); épiderme renfermant de fins granules gris ou

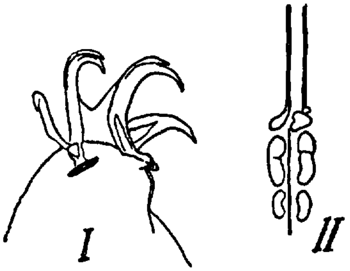


Fig. 52. — *Macrobiotus Pullari* : I, les deux diplogriffes du pied IV de droite. — II, armature bulbaire.

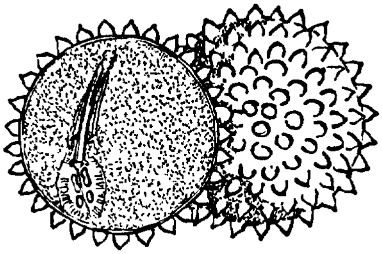


Fig. 53. — Deux œufs de *Macrobiotus Pullari*, l'un, vu en coupe optique, montre l'armature bulbaire de l'embryon.

légèrement colorés; les exemplaires récoltés par Murray en Écosse paraissent être beaucoup plus pigmentés que les miens, la couleur étant arrangée en bandes transverses et longitudinales comme chez *Hypsibius Oberhäuseri* (voir fig. 66); yeux noirs bien visibles. Griffes en V, fortement courbées (fig. 52), les deux branches ne se fusionnant qu'à la base; les pointes accessoires sont fortes, et une petite lunule est visible au pied de chaque diplogriffe. Stylets à base largement fourchue; tube buccal assez étroit (2, 7 μ); l'armature bulbaire semble variable; il y a un grand bâtonnet mince (I + II) tantôt présentant une bosselure en son milieu, tantôt nettement divisé en deux, puis un bâtonnet III un peu plus long que la moitié du grand; pas de comma. Estomac renfermant des grains verts et des plaques brunes ou jaunes. Globules cavitaires à gros granules incolores, réfringents. — Œufs libres pouvant être pondus par groupes (2, 3, 4 jusqu'à 8 œufs accolés); la coque mesurant 72 μ est

hérissée de tubercules coniques, rarement bifurqués au sommet, un peu écartés les uns des autres (fig. 53); MARCUS a figuré une femelle pondant à l'intérieur d'une exuvie de fémur d'Arthropode.

Forme toujours aquatique : dans des feuilles mortes au fond des mares ou des *Hypnum* immergés, aux environs de Nancy, marais de Saône (Doubs), dans les Vosges; le *type* de MURRAY est des lacs d'Écosse; régions arctiques, Finlande, Allemagne (Wannsee), Suisse, Amérique du Sud (Colombie).

10. **Macrobiotus hastatus** J. MURRAY, *1907*. — *Hypsibius hastatus* (THULIN, *1928;* MARCUS, *1929*). — *? Macrobiotus hastatus* (MARCUS, *1931*).

Petite espèce de 267 μ de long; griffes petites du type *Pullari*, les deux branches s'unissant à la base; une petite lunule. Tube buccal demi-large, bulbe allongé (fig. 54) avec armature de 3 bâtonnets, I et II accolés, III bien séparé, plus court que la somme I + II; pas de comma. — Une femelle ovigère renfermait 2 ou 3 œufs avec coque déjà visible, ce qui indique une ponte d'œufs libres. L'œuf est très caractéristique; il est sphérique ou ovoïde, d'environ

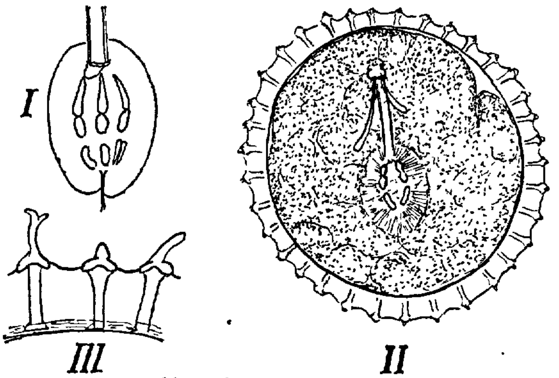


FIG. 54. — *Macrobiotus hastatus* : I, armature bulbaire; II, œuf embryonné; III, coupe optique de la coque, montrant la saillie variée des ornements.

70 μ de diamètre; la coque renferme dans son épaisseur des piliers perpendiculaires à la surface, qui se terminent par des ornements saillant au dehors, parfois d'une façon très notable; MURRAY remarque que l'on trouve toujours 3 œufs ensemble dans la coquille vide du Cladocère *Alonella nana*, très abondant dans la mare où vivaient les *hastatus;* pour ma part, j'ai trouvé 20 œufs dont 14 étaient libres, 2 logés dans une coquille de Cypris, 2 dans une mue d'Acarien, 2 dans une coque brune indéterminable; il semble que la femelle ait une tendance à pondre dans des corps étrangers.

Espèce sub-aquatique : dans des Sphagnes (tourbière des Vosges), en Ecosse (marais), Suisse, Forêt-Noire (dans des Sphagnes), Finlande (marais à Sphagnes), Sumatra (étang à *Sphagnum*).

L'œuf est tellement caractéristique qu'il ne peut y avoir de doute sur l'identification avec l'espèce de MURRAY; cependant cet auteur ne voit dans le bulbe que 2 bâtonnets à peu près égaux; sans doute il n'a pas vu d'adulte; la figure qu'il donne est prise chez un embryon, où en effet les bâtonnets sont un

peu globuleux, I + II formant une pièce unique bilobée. L'adulte ne peut guère être différencié de *Pullari*, mais les œufs sont tout autres; c'est par erreur que THULIN et MARCUS, qui n'ont pas vu eux-mêmes l'espèce, l'ont placée dans le genre *Hypsibius*, mais MARCUS a depuis rectifié l'appellation générique.

11. Macrobiotus hibernicus J. MURRAY, *1911*.

Animal de petite taille, ne dépassant pas 318 μ; incolore, petites taches oculaires formées de grains noirs séparés; la cuticule présente une particularité (difficile à voir, du reste) absolument propre à cette espèce (fig. 55); sur un certain trajet, elle est ponctuée de grains d'une extrême finesse; il m'a bien paru que cette ponctuation dessine une sorte de pont sur la face dorsale, au-dessus du bulbe, et descend ensuite sur les flancs du Macrobiote jusqu'à l'extrémité caudale. Diplogriffes bien fendues, petites, avec petite lunule. Tube buccal étroit (2 μ de diamètre intérieur); des lamelles autour de l'orifice buccal, comme chez *Hufelandi*; l'armature bulbaire comprend 3 bâtonnets courts : I touche l'apophyse, II est à peu près de même taille que I et est le plus souvent en contact avec lui; III est plus long que I; il y a un comma très petit ou nul. — La femelle ovigère renferme 3 œufs au même degré de maturité, ce qui indique que plusieurs œufs sont pondus ensemble. Les œufs sont libres, parfois accolés par deux; l'œuf est incolore, sphérique (de 52 à 61 μ de diamètre), à ornementation très caractéristique (fig. 56) : la coque hyaline, épaisse de 3 μ environ, renferme par places des bâtonnets de direction radiale, se terminant du côté périphérique par une extrémité renflée, bilobée, qui ne fait pas saillie à l'extérieur; dans une vue de face de l'œuf, les bâtonnets dessinent une vague image réticulaire, dont les espaces vides correspondent aux plages sans bâtonnets.

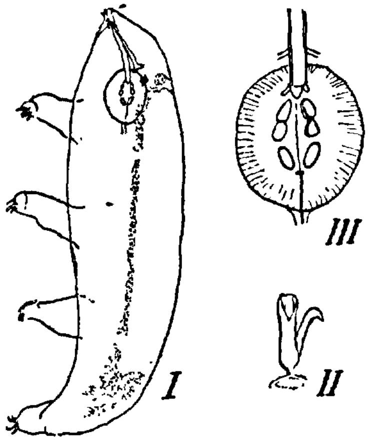


FIG. 55. — *Macrobiotus hibernicus* : I, individu entier, vu de trois quarts montrant la ponctuation dorsale. — II, diplogriffe. — III, armature bulbaire.

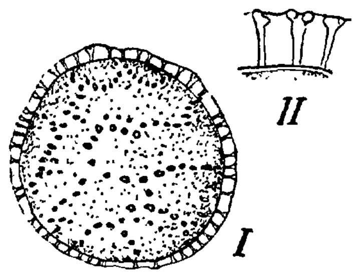


FIG. 56. — *Macrobiotus hibernicus* : I, œuf entier. — II, coupe optique de la coque.

Assez fréquent en Vendée et dans les Vosges, dans des Hépatiques (*Frullania*), des Lichens (*Cladonia*), des touffes de Sedum, plus fréquemment dans des Hypnacées variées; Irlande.

12. Macrobiotus intermedius Plate, *1888*.

Animal de petite taille, atteignant rarement le maximum de 350 μ; l'épiderme renferme de très fins grains; d'après Richters et Thulin, il y a souvent des bandes transverses d'un gris brun. La cuticule est parsemée de ponctuations ou perles très brillantes qui ont sans doute une disposition régulière; j'ai vu presque constamment de petits yeux, tandis que Plate, Richters et Rahm ne trouvent que des exemplaires aveugles. Petites diplogriffes à branches longuement soudées et à pointes accessoires bien visibles; à la base une lunule ouverte. Tube buccal très étroit (1 μ de diamètre intérieur); bulbe (fig. 57) à peine ovoïde avec 3 granules arrondis à peu près égaux dont le premier est accolé à l'apophyse; très petit comma. — La femelle ovigère renferme jusqu'à 4 œufs mûrs alignés dans l'ovaire; les œufs sont pondus librement; ils sont sphériques, de 50 μ environ de diamètre, et revêtus d'ornements très caractéristiques (fig. 58) que l'on peut comparer à des coquetiers logés au centre d'une capsule tronc-conique très transparente, qu'on ne peut voir qu'en mettant au point avec soin; sur la coupe optique, j'ai compté de 17 à 22 coquetiers.

Fig. 57. — Armature bulbaire de *Macrobiotus intermedius*.

Espèce très répandue en France, où elle est un des Macrobiotes les plus communs, dans des Hépatiques, Bryacées et Hypnacées, Lichens variés, touffes de Sedum. Cosmopolite : régions arctiques et antarctiques, Europe, Asie, Afrique, les deux Amériques, Australie, Nouvelle-Zélande et îles pacifiques.

La définition originale de Plate est comme d'ordinaire imprécise, mais rien ne s'oppose à ce que l'on utilise le nom qu'il a donné à cette espèce; c'est Richters qui, en 1904, l'a définie avec certitude en décrivant l'œuf si caractéristique.

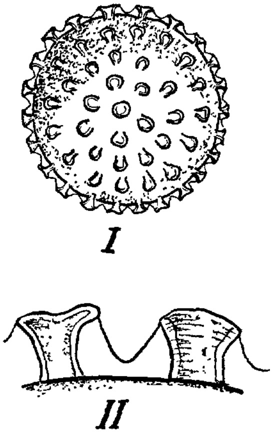


Fig. 58. — *Macrobiotus intermedius* : I, œuf entier. — II, ornements fortement grossis.

13. Macrobiotus coronifer Richters, *1903*.

Grande taille, pouvant dépasser le millimètre; oculé. Globules cavitaires d'un jaune d'or ou orangé; l'épiderme et le tube digestif peuvent avoir une légère teinte jaune pâle. Bouche entourée de 8 lamelles; tube buccal large, bulbe globuleux avec deux bâtonnets arrondis sans comma (fig. 60). Les griffes de type *Hufelandi* sont munies à leur base d'une lunule gigantesque (fig. 59), armée de 12 à 24 piquants, ce qui est tout à fait caractéristique de l'espèce; les piquants sont plus nombreux sur la lunule du pied IV que sur les autres. — Gros œufs ovoïdes, opaques (fig. 60), d'un jaune sale, mesurant de 120 à 170 μ de

diamètre; ils sont hérissés de piquants courts, mous, peu serrés, qui sont disposés suivant des lignes méridiennes assez régulières.

Rares stations en France, dans des Mousses de rochers secs (Haute-Marne), sur l'un des derniers arbres du Ventoux; Alpes (région des neiges) jusqu'à 3.600 m.; régions arctiques, Scandinavie, Eifel, Colombie (Amérique du Sud).

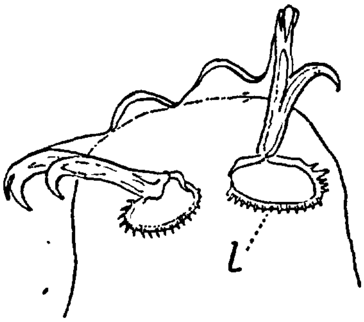


FIG. 59. — *Macrobiotus coronifer*: les deux diplogriffes du pied IV de gauche, vue ventrale; *l*, lunule armée de piquants.

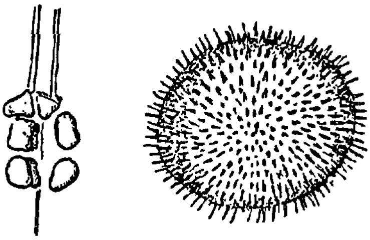


FIG. 60. — *Macrobiotus coronifer* : I, armature bulbaire. — II, œuf.

14. **Macrobiotus occidentalis** J. MURRAY, *1910*. — ? *Macrobiotus islandicus* RICHTERS, *1904*.

Animal de 410 µ de long (THULIN dit 502 µ), oculé. La cuticule est parsemée, comme chez *intermedius*, de perles disposées avec une certaine régularité; les globules cavitaires, peu ou point colorés chez les jeunes, sont jaune orange chez les adultes; il y a parfois sous la peau du pigment noir, en taches très irrégulières, solubles dans la potasse. Tube buccal étroit (2 µ de lumière); l'armature bulbaire (fig. 61) comprend un bâtonnet I, accolé en haut à l'apophyse, échancré ou bilobé en son milieu (comme chez *Hufelandi*), un bâtonnet II beaucoup plus court et un petit comma. Griffes du type *Hufelandi* avec petite lunule. — Les femelles mûres ont 2 ou 3 œufs égaux dans l'ovaire; les œufs sphériques, légèrement jaunâtres, ont environ 60 µ de diamètre; ils sont hérissés de piquants mous, peu serrés, plus ou moins coniques, dont la pointe est souvent recourbée.

Diverses parties de la France, dans des Hépatiques, Mousses et Lichens variés (surtout *Xanthoria*); Suède, Irlande, Canada, Amérique du Sud, îles Hawaï, Australie.

15. **Macrobiotus furcatus** EHRENBERG, *1858* (non *furcatus* J. MURRAY, *1906*). — ? *Macrobiotus luteus* THULIN, *1928*.

Animal pouvant atteindre 428 µ de longueur; oculé. La cuticule du dos et des pieds est parsemée de perles (fig. 2) disposées vaguement en rangées transverses sur le dos, qui ne sont bien visibles que lorsque la

cuticule est détachée de l'épiderme, quelque temps après une mue. Cellules épidermiques remplies de petits grains gris. Les globules cavitaires sont colorés en jaune pâle ou en jaune d'or plus ou moins orangé qui peut aller jusqu'à une teinte rouge orangé, rappelant tout à fait celle de l'hémoglobine; la coloration, encore très pâle, apparaît tôt chez les jeunes individus. Cette couleur se voit encore, un peu affaiblie, après l'action de la potasse; elle vire au bleu par l'acide sulfurique (réaction caractéristique des carotinoïdes). Tube buccal étroit (2 μ); l'armature bulbaire (fig. 61) comprend trois bâtonnets à peu près égaux, un peu plus longs que larges; le I est accolé à l'apophyse; il y a, de plus, un comma très net. Griffes du type *Hufelandi* avec une lunule. — Les femelles très mûres ont 2 ou 3 œufs égaux dans l'ovaire; les œufs sphériques ou ovoïdes (fig. 62), d'un jaune pâle, ont de 52 à 65 μ de diamètre; ils sont hérissés de piquants mous, peu serrés, dont la pointe est souvent recourbée; rarement la pointe est bifide (comme chez *islandicus*, espèce voisine); entre les bases des piquants, la coque est nettement pointillée.

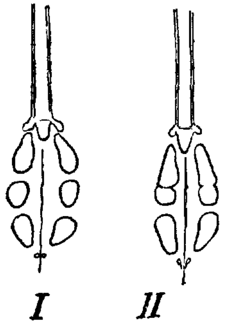


FIG. 61. — I, armature bulbaire de *Macrobiotus furcatus*. — II, armature bulbaire de *Macrobiotus occidentalis*.

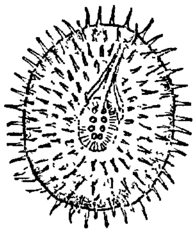


FIG. 62. — Œuf embryonné de *Macrobiotus furcatus*.

Très répandu dans des Hépatiques (*Frullania*), Mousses (*Orthotrichum*), divers Lichens (surtout *Xanthoria*) de la région de l'Est de la France, des Vosges à la Haute-Marne, dans l'Allier, les Alpes (jusqu'à 3.800 m.).

On a décrit 5 espèces européennes formant clan qui ont des œufs épineux et des globules cavitaires colorés en jaune par un carotinoïde : *coronifer, islandicus, occidentalis, luteus* et *furcatus;* la première, avec ses énormes lunules, est facile à reconnaître; quant aux quatre autres, les descriptions des auteurs ne sont pas suffisantes pour qu'on soit sûr de la détermination; le **luteus** de THULIN (sud de la Suède), décrit mais non figuré, concorde bien par ses caractères avec *furcatus;* l'**islandicus** de RICHTERS (Islande, Feroë, Suède, Alpes de Suisse) n'a pas de comma et RICHTERS lui attribue des œufs de 100 μ de diamètre, ce qui est trop loin des 60 μ des œufs d'*occidentalis* pour qu'on puisse fusionner les deux formes. Il est certain que les deux espèces **occidentalis** et **furcatus** sont extrêmement voisines l'une de l'autre; elles ne diffèrent guère que par le nombre des bâtonnets bulbaires, 3 chez *furcatus* et 2 chez *occidentalis;* mais les bâtonnets I et II de la première peuvent être interprétés comme résultant de la coupure du long bâtonnet I de la seconde; l'une des espèces est sans doute un mutant de l'autre. J'ai trouvé 39 fois le *furcatus* en colonie pure, 7 fois l'*occidentalis* en colonie pure, et dans 4 cas seulement un mélange des deux formes; ce mélange peut être dû à une affinité commune pour certains supports; ou bien à ce que les deux espèces s'hybrident entre elles, les hétérozygotes donnant de la disjonction mendélienne.

16. **Macrobiotus macronyx** Dujardin, *1851.* — *Macrobiotus dispar* J. Murray, *1907.* — ? *Macrobiotus Ferdinandi* Reukauf, *1912.*

Tardigrade de grande taille (fig. 63), pouvant atteindre le millimètre, ce qui permet de croire que c'est cette espèce aquatique qu'ont vue les premiers observateurs, Goeze et Eichhorn (Wasserbär). Yeux bien visibles. Généralement incolore, mais pouvant avoir une légère teinte grise ou enfumée (le *dispar* de Murray est hyalin ou brun); épiderme à fins grains; sur la face dorsale, on voit souvent, mais pas toujours, une paire de petites bosses entre le niveau du pied III et celui du pied IV; au niveau de ces bosses, l'épiderme est plus épais qu'ailleurs. Les griffes sont très caractéristiques (fig. 64) : elles sont grandes (30 μ de haut), symétriques par rapport au plan médian du pied; peut-être y a-t-il à leur pied quelque chose que l'on pourrait interpréter comme une lunule; les deux éperons de chaque diplogriffe sont très inégaux et fortement courbés en faucille; le petit éperon s'insère sur la base du grand, presque à angle droit; le grand éperon porte deux pointes accessoires très visibles qui se continuent sur la partie convexe de la griffe jusqu'à sa base; enfin les deux diplogriffes de chaque pied sont réunies par une barrette incurvée qui les rend solidaires. Ces diplogriffes, qui permettent à elles seules de reconnaître l'espèce, ont été figurées par Dujardin, puis par Greeff (*macronyx* de 800 à 900 μ) qui, à tort, a fusionné les deux formes d'eau douce connues de son temps, *Dujardini* et *macronyx*; une bonne photographie publiée par Richters représente un pied de *macronyx* où l'on voit bien la barrette; enfin un dessin de Marcus attribué par lui à *dispar* est identique aux figures précédentes. L'orifice buccal est entouré de 8 lamelles rectangulaires bien séparées; le tube buccal est assez large, jusqu'à 5 ou 6 μ chez les adultes; l'armature bulbaire (fig. 65) comprend 3 bâtonnets peu épais, à peu près d'égale longueur, I et II étant comme soudés l'un à l'autre, III étant séparé de II par un petit espace, tout en lui étant relié par un mince tractus; pas de comma. Long intestin antérieur entre le bulbe et l'estomac; nourriture végétale. — Cette espèce pond des œufs libres, sphériques, de 70 μ environ de diamètre, recouverts de petits cônes écartés, du reste identiques

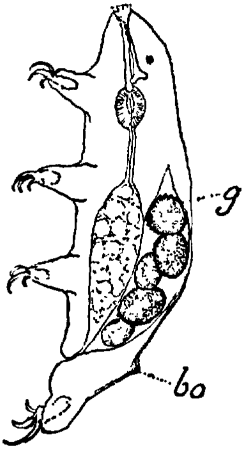


Fig. 63. — *Macrobiotus macronyx* ♀ : *bo*, bosse dorsale; *g*, ovaire renfermant des œufs dont la coque est munie d'ornements.

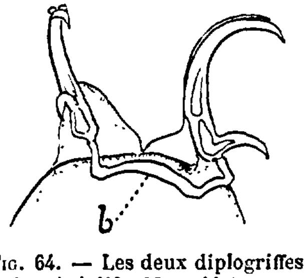


Fig. 64. — Les deux diplogriffes du pied III, *Macrobiotus macronyx* : *b*, barrette.

à ceux de *M. Pullari* également aquatique; j'ai rencontré une femelle d'un demi-millimètre renfermant 5 œufs ovariens, déjà revêtus de leur coque ornée. Je n'ai jamais observé que cette forme s'enkystât, bien que divers auteurs signalent des kystes de *macronyx* (voir *Hypsibius megalonyx*).

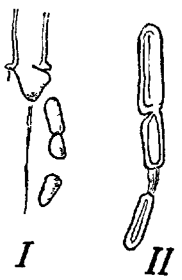


FIG. 65. — *Macrobiotus macronyx* : I, armature bulbaire d'un jeune individu. — II, les bâtonnets bulbaires d'un individu âgé.

M. macronyx a certainement une distribution géographique très étendue, mais on ne peut tenir compte des brèves indications des faunes où l'on se contente de signaler *macronyx* dans l'eau douce. Les localités certaines sont les suivantes : Rennes, Lorraine et Est de la France (mares et ruisseaux), Algérie, Groenland et régions arctiques, petit lac de Suisse, Angleterre.

L'identité du *macronyx* de DUJARDIN avec le *dispar* de MURRAY ne fait aucun doute, MURRAY ayant reconnu, après examen de préparations de *macronyx* que lui avait envoyées RICHTERS, qu'il n'y avait pas de différences entre les deux formes en ce qui concerne les griffes et l'appareil bulbaire; si les auteurs attribuent à *macronyx* une ponte dans la mue, c'est sans doute par confusion avec la ponte d'autres espèces aquatiques, *Hypsibius megalonyx* et *Augusti*. Quant à la synonymie avec le *Ferdinandi* de REUKAUF, elle me paraît très probable : l'œuf est tout à fait du type *macronyx* (ou *Pullari*); les griffes, quoique sommairement figurées, paraissent bien être en faucille comme celles de *macronyx*.

17. ***Macrobiotus ambiguus** J. MURRAY, *1907*.

Jusqu'à 863 μ de long; oculé. Longues diplogriffes, à deux branches très inégales (comme chez *macronyx*), la plus petite se détachant comme un éperon de la grande; au pied IV, la petite branche est de dimensions relatives plus grandes qu'aux pieds I à III. Tube buccal large, bulbe avec 2 bâtonnets, le premier étant deux fois plus long que le second; pas de comma. — Œufs libres recouverts de tubercules pointus dont les bases polygonales se touchent; 115 μ de diamètre y compris le revêtement.

Il est probable que cette espèce existe en France; on la connaît des régions arctiques, de la Laponie (*Marchantia* humides), des Carpathes (Buleasee, 2.300 m.), du lac de Genève, des Alpes, des Shetland, de l'Amérique du Sud.

Une espèce très voisine, très probablement un mutant de la précédente qu'elle accompagne en Laponie (dans des *Marchantia* humides), est le **Macrobiotus ampullaceus** THULIN, 1911 : plus petit (530 μ); œufs de 91 μ de diamètre, recouverts de tubercules pointus plus gros et beaucoup moins nombreux que sur les œufs d'*ambiguus;* il y a des intermédiaires entre les types extrêmes d'œufs d'*ambiguus* et d'*ampullaceus*.

G. **HYPSIBIUS** (Ehrenberg, 1848) Thulin, 1911.

Thulin a eu l'idée très juste d'établir une coupure dans l'ancien grand genre *Macrobiotus* en se fondant sur les caractères des diplogriffes : quand on compare un pied d'*Hufelandi* (fig. 41) avec celui d'un *Oberhäuseri* (fig. 67), on voit que sur le premier les deux diplogriffes munies de lunule à leur base sont rigoureusement symétriques comme dimension, orientation et position des pointes accessoires par rapport au plan médian du pied, tandis que, sur le second, les deux diplogriffes sont non seulement asymétriques, mais fort dissemblables : la diplogriffe externe ou postérieure est plus grande que l'autre, surtout par sa longue branche principale; la diplogriffe interne ou antérieure est plus massive et il y a moins de différence entre ses deux branches; enfin il n'y a pas de lunules. Comme Ehrenberg avait placé l'espèce *Oberhäuseri* dans un genre *Hypsibius*, Thulin, pour ne pas créer un nouveau nom de genre, l'a adopté pour classer les espèces à diplogriffes asymétriques. L'asymétrie et l'inégalité des deux diplogriffes ne sont pas toujours évidentes, et il faut parfois y regarder de près pour la constater. Thulin a tenté récemment d'établir des sous-genres *Calohypsibius*, *Isohypsibius*, *Microhypsibius*, qui me paraissent tout à fait inutiles.

Ce caractère des diplogriffes, qui semble de première importance pour établir la séparation de deux lignées, est accompagné par d'autres moins absolus : les œufs des *Macrobiotus* sont toujours (?) ornés et pondus librement, tandis que ceux des *Hypsibius* sont presque toujours lisses et pondus dans la mue comme chez les *Echiniscus* (exceptions : *H. Oberhäuseri*, *conjungens* et *arcticus*). Il est rare que la taille dépasse le demi-millimètre; le tube buccal est le plus souvent étroit et dépourvu de la baguette de renforcement; enfin un grand nombre d'*Hypsibius* ont une cuticule ornée ou verruqueuse. Une quarantaine d'espèces dont 13 sont incertaines; environ 25 espèces européennes dont 13 ont été rencontrées en France.

1. **Hypsibius Oberhäuseri** (Doyère, *1840*). — *Macrobiotus Spallanzanii* Perty, *1835* (espèce méconnaissable), P. della Valle, *1914*.

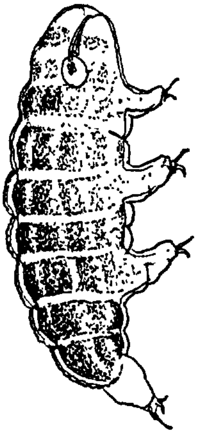
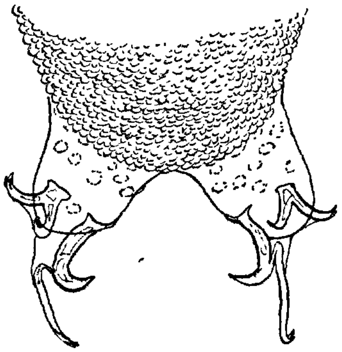


Fig. 66. — *Hypsibius Oberhäuseri*, vue de profil.

Espèce de taille moyenne, ne dépassant jamais 500 μ (fig. 66); la cuticule, surtout dans la région postérieure du corps (fig. 67), est écailleuse ou tuberculeuse; il y a une grande variation dans l'étendue de cette ornementation qui parfois est très visible et s'étend presque jusqu'à la tête, et d'autres fois est à peine indiquée; il est tout à fait inutile d'établir une variété *granulatus* Richters, 1908 pour les exemplaires granuleux, car ils le sont tous, plus ou moins. Chez les adultes, les cellules épidermiques sont richement pigmentées en brun acajou ou brun rouge, rarement violet clair, ce qui permet de reconnaître l'espèce du premier coup d'œil; ce pigment se dissout dans les alcalis et vire à un beau pourpre; il paraît analogue à la matière

colorante (pariétine ou acide chrysophanique) qui imprègne les *Xanthoria* et quelques autres Lichens; les jeunes individus sont incolores; à mesure que le Tardigrade avance en âge, la pigmentation s'accentue; chez l'adulte il y a d'habitude 5 bandes longitudinales et 9 bandes transverses séparées par des lignes claires. Il n'y a jamais de taches oculaires; quand on signale une variété oculée, il y a toujours confusion avec une autre espèce. Les diplogriffes sont très différentes l'une de l'autre; la petite (supéro-interne sur les trois premiers pieds) a deux branches courtes divergeant en V, l'une des branches présentant deux fortes pointes accessoires; la grande (inféro-externe sur les trois premiers pieds, terminale sur le pied IV) a ses deux branches très dissemblables; l'une courte est courbée en hameçon, l'autre, très longue et droite, portant deux petites pointes accessoires, s'insère par sa base amincie et courbe sur le contour convexe de l'éperon court. Tube buccal très étroit (1 μ); l'armature bulbaire (fig. 68) est formée de 2 granules arrondis à peu près égaux; jamais de comma. Les mâles ont, sur le côté externe du pied IV, une saillie aplatie, qui est moins développée ou manque chez les femelles. — Les femelles ovigères ont 3 ou 4 œufs mûrs dans l'ovaire; les œufs incolores, sphériques, de 54 à 64 μ de diamètre (fig. 69), sont pondus librement, parfois en groupes de 2; les ornements, très caractéristiques, sont des segments de sphère pressés plus ou moins les uns contre les autres, ce qui donne à l'œuf un aspect mûriforme; parfois quelques-uns de ces ornements, çà et là, s'étirent en cônes courts.



67. — Extrémité postérieure, vue dorsale, *Hypsibius Oberhäuseri*.

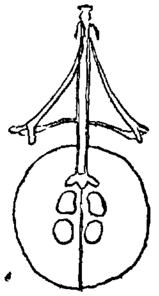


FIG. 68. — Stylets et bulbe, *Hypsibius Oberhäuseri*.

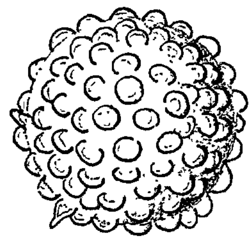


FIG. 69. — Œuf d'*Hypsibius Oberhäuseri*.

En France, cette espèce est très commune dans les *Frullania*, Mousses et Lichens, surtout dans *Frullania dilatata* et le Lichen jaune *Xanthoria*; on la trouve presque à coup sûr (33 fois sur 40 examens) dans ce dernier habitat. Espèce tout à fait cosmopolite : Europe (plaines et montagnes jusqu'à 4.000 m.), régions arctiques, Afrique, Himalaya, les deux Amériques, Antarctique.

2. **Hypsibius pallidus** THULIN, *1911*. — ? *Macrobiotus tetradactylus*

GREEFF, *1866* (non THULIN, *1911*). — *Macrobiotus convergens* URBANOWICZ, *1925*. — *Hypsibius microps* THULIN, *1928*.

Mesure au maximum 323 μ; animal incolore, transparent, laissant voir l'estomac souvent coloré en jaune; taches oculaires tantôt petites, tantôt assez grandes (fig. 70). Diplogriffes du type *Oberhäuseri*, la grande branche de la diplogriffe externe étant plus épaisse et plus courbe que chez cette dernière espèce. Tube buccal étroit (1,5 μ de diamètre); l'armature bulbaire comprend 2 bâtonnets, le premier, à peu près deux fois plus long que large, est légèrement bilobé; le second est ovoïde et un peu plus petit que le premier; souvent j'ai vu un très petit comma, que d'autres fois il m'a été impossible de mettre en évidence. — Ponte dans la

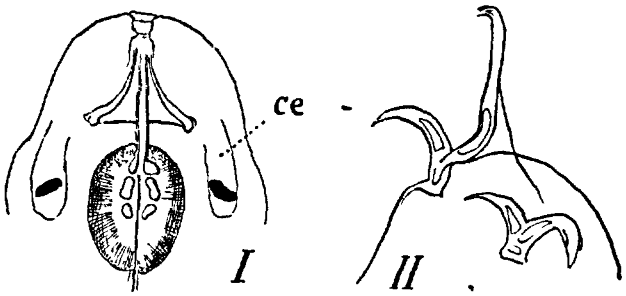


FIG. 70. — *Hypsibius pallidus* : *I*, extrémité antérieure; *ce*, lobe latéral du cerveau avec tache oculaire. — II, pied IV.

mue de 2 à 5 œufs (RICHTERS en trouve jusqu'à 8; URBANOWICZ de 1 à 7); œufs ovoïdes de 51 à 55 μ de grand diamètre (chiffres des auteurs : 53-60, 45-54, 60-75).

Espèce très répandue en France, montagnes et plaines dans *Frullania*, Bryacées, surtout dans Hypnacées, Lichens variés, rosettes de *Sedum* et de Caryophyllées alpines. Régions arctiques, Europe, Amérique du Nord.

Il est possible qu'une analyse très serrée arrive à définir dans la grande espèce *pallidus* des formes reconnaissables, car il y a des stations où les exemplaires ont de grosses taches oculaires, d'autres où elles sont très petites; il y a aussi des variations dans le comma et l'épaisseur des griffes. Mais jusqu'à présent je ne puis voir aucune différence vraiment tangible entre *pallidus*, *microps* et *convergens*. A part l'habitat, *pallidus* est extrêmement proche de l'espèce suivante.

3. **Hypsibius Dujardini** (DOYÈRE, *1840*) THULIN, *1911*. — Le Tardigrade, DUJARDIN, *1838*. — *Macrobiotus Dujardin* DOYÈRE, *1840*. — *Macrobiotus lacustris* DUJARDIN, *1851*. — ? *Macrobiotus Murrayi* RICHTERS, *1907*. — *Macrobiotus Breckneri* RICHTERS, *1910*. — *Macrobiotus ursellus* O. F. MÜLLER, *1785* (P. DELLA VALLE, *1914*).

Corps incolore, bien transparent, de 300 à 400 μ; taches oculaires gra-

nuleuses bien nettes. Diplogriffes dissemblables (fig. 71), là partie basale est courte par rapport aux branches; pointes accessoires bien visibles. Stylets presque droits à fourche épaisse; tube buccal étroit (2 μ); dans le bulbe (fig. 72), deux bâtonnets dont le premier est sensiblement plus grand que le second, parfois avec un indice de lobation dans le milieu: un petit comma; nourriture végétale. — Ponte dans la mue (2 à 12 œufs); l'œuf lisse, ovoïde, mesure 51 μ sur 45 (DELLA VALLE dit 88 × 72, mais je ne suis pas sûr qu'il n'y ait pas eu confusion avec une autre espèce aquatique); je n'ai jamais constaté que cette forme s'enkystât.

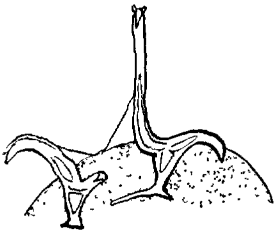


FIG. 71. — *Hypsibius Dujardini*, pied IV de gauche, vu ventralement.

Espèce aquatique, dans des Mousses (*Sphagnum*) ou plantes aquatiques (*Cladophora*) presque toujours dans des marais, plus rarement dans l'eau courante (Fontainebleau, Vosges, Jura, Lorraine, etc). Probablement à large distribution : régions arctiques, nord de l'Europe jusqu'aux Carpathes et l'Italie (lac d'Astroni), plaine et montagnes (jusqu'à 3.000 m. en Suisse).

La synonymie de cette espèce est assez compliquée : DUJARDIN a trouvé dans l'eau d'une mare un petit Tardigrade long de 250 μ qu'il a cru être le Tardigrade de SPALLANZANI, et dont il a donné quatre figures, qui se réfèrent peut-être à deux espèces différentes; DOYÈRE, sans revoir l'animal, baptise cette espèce *Macrobiotus Dujardin* (sic); onze ans plus tard, DUJARDIN, ne tenant pas compte de ce nom et renvoyant à ses figures de 1838 rebaptise l'espèce *Macrobiotus lacustris*; il note que les œufs sont pondus dans la mue. THULIN donne une excellente description d'un Tardigrade aquatique de Suède qu'il rapporte au Macrobiote de DUJARDIN; c'est la première définition utilisable; il s'est assuré par une comparaison avec des exemplaires de *Breckneri* aquatique envoyés par RICHTERS qu'il y avait identité entre cette forme et le Tardigrade de DUJARDIN. Enfin les figures de DELLA VALLE montrent qu'il a eu cette espèce sous les yeux, mais il a eu tort de lui donner le nom d'*ursellus* MÜLLER, espèce absolument méconnaissable.

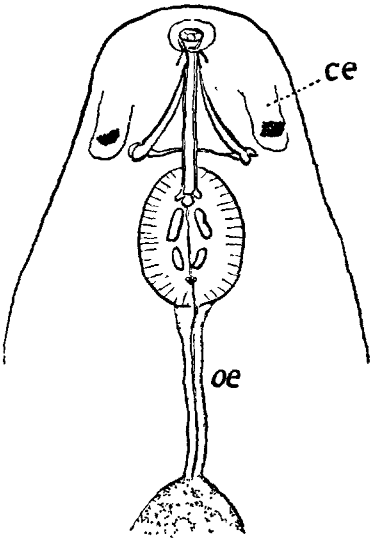


FIG. 72. — Extrémité antérieure d'*Hypsibius Dujardini* : *ce*, lobe latéral du cerveau avec tache oculaire; *œ*, œsophage.

4. **Hypsibius conjungens** Thulin, *1911*.

260 μ; des yeux bien nets, épiderme à fins granules grisâtres (fig. 73). Petites diplogriffes du type *Hypsibius*, les pointes accessoires étant habituellement bien développées. Tube buccal très étroit (1 μ de lumière); deux granules arrondis dans le bulbe, pas de comma. Un trait particulier que Thulin a bien saisi, c'est la longueur du tube buccal; alors que chez les formes les plus voisines (*pallidus*, *Oberhäuseri*), la base des stylets et les supports de dents touchent presque la partie supérieure du bulbe, il y a ici un espace assez notable, le tube buccal pouvant dans cet intervalle présenter une légère ondulation qui présage les *Diphascon*. — Les femelles ovigères n'ont jamais qu'un œuf mûr dans l'ovaire, ce qui est l'indice d'œufs libres; en effet, *conjungens* est l'une

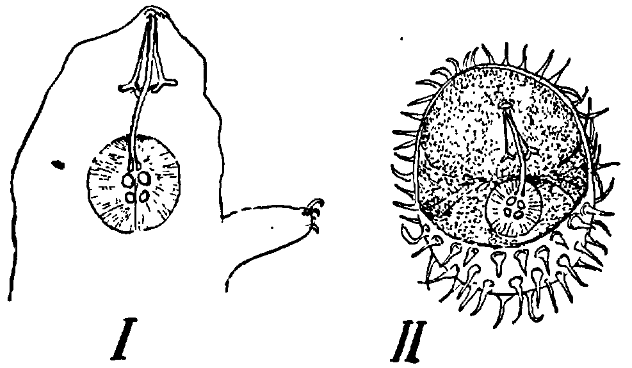


Fig. 73. — *Hypsibius conjungens* : I, extrémité antérieure, vue de profil. — II, œuf embryonné : la coque a été enlevée sur la plus grande partie pour montrer l'embryon.

des rares espèces d'*Hypsibius* qui pond des œufs libres à coque ornée. Les œufs sont gris, ovoïdes (de 57 μ sur 26-30); la coque est hérissée de piquants peu rigides (fig. 73), à base élargie, pas très serrés. J'ai vu une fois un œuf pondu dans une mue, ce qui était assurément accidentel.

Toutes mes trouvailles de *conjungens* ont été faites dans les Vosges (Mousses et Lichens variés); Laponie et Suède.

5. ***Hypsibius arcticus** (J. Murray, *1907*). — *Macrobiotus arcticus* J. Murray, *1907*. — *Macrobiotus Heinisi* Richters, *1911*.

500 μ de long et plus; oculé; jeunes incolores, adultes pigmentés. Diplogriffes du type *Oberhäuseri*, remarquables par la gracilité et la longueur de la grande branche de la diplogriffe externe. 2 courts bâtonnets dans le bulbe. — Œufs pondus isolément, parfois par 2 ou 3 dans une mue; la coque a de courts bâtonnets noyés dans l'épaisseur de celle-ci; les œufs sphériques mesurent de 75 à 96 μ de diamètre.

Cosmopolite : en Europe, l'espèce est connue d'Irlande, d'Écosse et de Suisse; régions arctiques, Afrique, Australie, les deux Amériques, antarctique.

6. ***Hypsibius Evelinae** Marcus, *1928*.

Jusqu'à 500 μ; oculé; souvent les globules cavitaires sont colorés en jaune ou en rouge; chaque pied porte du côté rostral (le pied IV du côté postérieur) un mamelon portant de 12 à 20 écailles unguliformes, manquant parfois. Diplogriffes à peu près semblables, la petite branche implantée à angle droit sur la plus grande qui a deux petites pointes accessoires. Tube buccal assez large (5 μ); armature bulbaire de 2 bâtonnets, le I beaucoup plus long que le II et présentant une incisure en son milieu. — Ponte dans la mue comptant jusqu'à 16 œufs, à coque lisse, de 60 à 70 μ de diamètre.

Dans la Mousse et les Algues de lacs des environs de Berlin.

7. **Hypsibius scabropygus** Cuénot, *1930*. — *Hypsibius callimerus* Marcus, *1930*.

Petite espèce ne dépassant pas 319 μ; oculée (fig. 74). L'espèce est

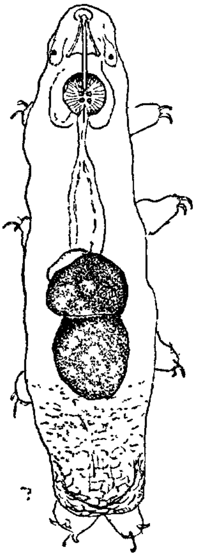


Fig. 74. *Hypsibius scabropygus* ♀.

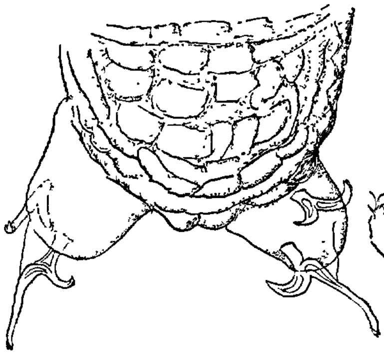


Fig. 75. — Extrémité postérieure d'*Hypsibius scabropygus*, vue dorsale.

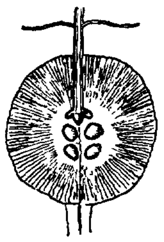


Fig. 76. — Bulbe pharyngien d'*Hypsibius scabropygus*.

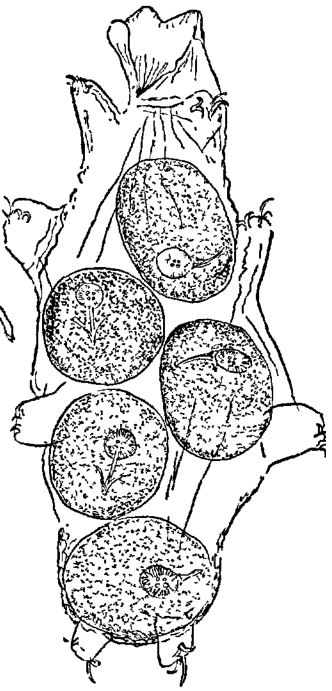


Fig. 77. — Ponte d'*Hypsibius scabropygus*.

caractérisée par un épaississement cuticulaire, irrégulier, grumeleux, un peu jaunâtre, qui se trouve à la région caudale (fig. 75), et devient à peine visible au niveau des pieds III; aussitôt après une mue, l'épaississement est moins visible, d'autant plus qu'il est alors incolore. Diplogriffes res-

semblant beaucoup à celles d'*Oberhäuseri*, par la grande dimension de la branche grêle. Tube buccal remarquablement étroit (moins de 1 μ de lumière); bulbe sphérique avec 2 granules ovoïdes, égaux, sans comma (fig. 76). — Ponte de 2 à 6 œufs plus ou moins ovoïdes, de 46 à 52 μ de diamètre, enfermés dans une mue (fig. 77).

Nombreuses stations dans l'est de la France (Haute-Marne, Côte-d'Or, environs de Nancy, Vosges), dans l'Allier, le plus souvent dans des *Frullania*, parfois dans divers Lichens. Signalée par MARCUS dans le Tyrol (2.800 m.).

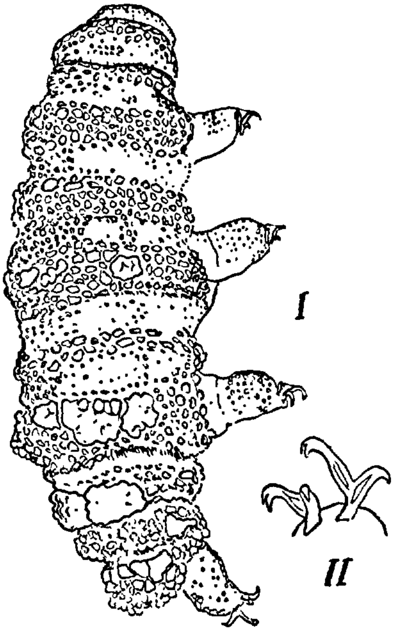


FIG. 78. — *Hypsibius scabrosus* : I, animal entier, vu de trois quarts. — II, diplogriffes du pied IV.

8. **Hypsibius scabrosus** (J. MURRAY, *1911*). —*Macrobiotus ornatus* RICHTERS (J. MURRAY, *1904*, erreur de détermination). — *Hypsibius verrucosus* RICHTERS (THULIN, *1911*; MARCUS, *1929*). — *Calohypsibius scabrosus* J. M. THULIN, *1928*.

Petite espèce ne dépassant pas 263 μ, corps lourd, yeux présents (fig. 78). Le corps est couvert sur la surface dorsale d'innombrables granules, arrondis ou irréguliers, qui, par places, forment chez les adultes de grandes plaques grumeleuses, assez irrégulières, mais présentant cependant une tendance marquée à être symétriques par rapport au plan médian; la plus constante et la plus régulière de ces plaques se trouve dans l'espace compris entre les pieds III et IV; il y a là une tendance au cuirassement parallèle à celle des *Echinisci*. Les pieds sont pareillement recouverts d'un semis de petites tubercules. Diplogriffes courtes et assez massives, avec pointes accessoires bien visibles. Tube buccal très étroit (1 μ de lumière); petits stylets; dans le bulbe 2 granules arrondis sans comma (fig. 79). — Ponte d'un œuf ovoïde (64 μ de grand diamètre) enfermé dans une mue.

FIG. 79. Armature bulbaire, *Hypsibius scabrosus*.

Quelques stations dans les Vosges, surtout dans *Frullania*, aussi dans une Bryacée; Allemagne, Alpes de Suisse (jusqu'à 2.650 m.), Écosse, Irlande, Laponie.

9. **Hypsibius verrucosus** (RICHTERS, *1900*). — *Macrobiotus ornatus* var.

verrucosus Richters, *1900* (non *verrucosus* Thulin, *1911* et Marcus, *1929*).

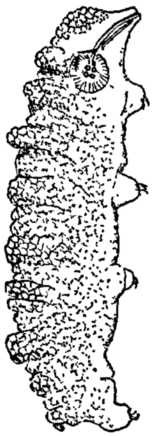


Fig. 80. — *Hypsibius verrucosus.*

Très petite espèce, de 147 µ de long, constamment aveugle (fig. 80). Le corps est revêtu de tubercules ronds, surtout nombreux et serrés à la face dorsale; la tête est recouverte d'un pavage de ces tubercules qui forment une sorte de bouclier céphalique; sur le corps, les tubercules dessinent vaguement des bandes ou rangées transversales surélevées, trop mal définies pour qu'on puisse les compter. Très petites griffes inégales, du type *Hypsibius*. Tube buccal étroit; armature bulbaire comprenant 2 grains égaux, sans comma. — Ponte inconnue.

Espèce rare : Vosges (Hohneck) dans un *Hypnum*, forêt du Bersot (Loire) dans un *Hypnum*, Allemagne, Suisse.

Richters qui n'avait trouvé qu'un exemplaire dans une touffe d'*Hypnum* (Frankfurt a. M.), et qui se demandait si ce n'était pas une anomalie, en a fait une variété de son espèce *ornatus;* sa figure répond très exactement à l'aspect des animaux que j'ai vus. Cette forme verruqueuse est assurément très proche du *scabrosus* de Murray, qui a la même armature bulbaire, mais le fait que l'une est constamment aveugle et l'autre oculée permet de les distinguer, au moins provisoirement; l'une des deux espèces est peut-être un mutant de l'autre.

10. **Hypsibius ornatus** (Richters, *1900*). — *Macrobiotus ornatus* var. *spinifer* R. et *spinosissimus* Richters, *1900*. — ? *Macrobiotus polychaetus* Ammann, *1908*.

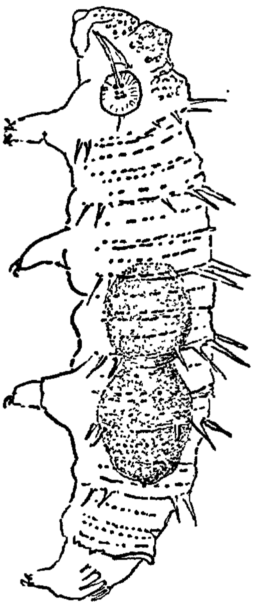


Fig. 81. — *Hypsibius ornatus* ♀.

Petite espèce de 166 µ de long (Richters dit avoir vu un exemplaire de 230 µ), constamment aveugle (fig. 81). La cuticule présente une ornementation compliquée : sur la tête un semis de petits tubercules arrondis, suivi de plusieurs rangées plus ou moins distinctes ; après le niveau du bulbe commencent des rangées transverses bien régulières, tantôt d'épines, tantôt de tubercules, au nombre de 8 à 12; la rangée d'épines comprend 2 médianes, 1 médio-latérale et 2 latérales; la 8^{e} ou dernière rangée d'épines se trouve immédiatement au-dessus des pieds IV; les rangées de tubercules suggèrent un cordon avec de nombreux nœuds. Très petites griffes à peu près égales, du type *Hypsibius*. Tube buccal étroit; armature bulbaire comprenant 2 grains égaux, sans comma.

— Ponte dans la mue de 2 œufs sub-ovoïdes, mesurant 34 μ de diamètre.

Espèce très répandue : en France, je ne l'ai trouvée que dans les Vosges (Hypnacées, Bryacées, *Cladonia*); régions arctiques, Europe, Nouvelle-Zélande et Australie, Amérique du Sud.

Richters, qui a découvert cette remarquable espèce, distingue deux formes reliées du reste par des intermédiaires : **spinifer**, qui est celle qui vient d'être décrite, et **spinosissimus**, qui a des épines, mais pas de rangées régulières de tubercules; tantôt ceux-ci manquent totalement, tantôt ils recouvrent le fond de la cuticule; cette variété qui mesure jusqu'à 300 μ a été signalée plusieurs fois dans les régions arctiques et en Europe, surtout dans les montagnes. Marcus (1928) a appelé forma **cœlatus** (Écosse, Irlande) une espèce tuberculeuse également aveugle qui n'a plus d'épines, mais seulement des rangées régulières de tubercules; il est probable qu'il s'agit d'une espèce distincte du vrai *ornatus*. Quant au **polychaetus** d'Ammann (Suisse), ce doit être un *ornatus* très mal décrit, comme l'a déjà pensé Heinis.

11. **Hypsibius Sattleri** (Richters, *1902*). — ? *Macrobiotus tuberculatus* Plate, *1888* (Thulin, Murray, Heinis, Marcus). — ? *Macrobiotus tuberculatus* Pl. var. *verrucosus* P. della Valle, *1914* (= forma *gibbus* Marcus, *1928*). — ? *Macrobiotus Rollei* Heinis, *1920*.

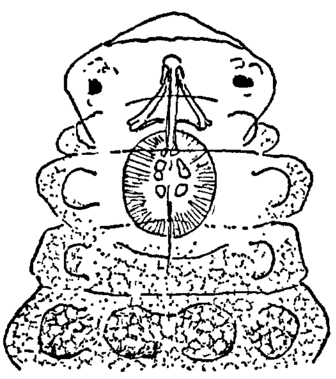


Fig. 82. — Extrémité antérieure d'*Hypsibius Sattleri*, vue dorsale.

A plusieurs reprises, les auteurs qui s'occupent de Tardigrades ont rencontré des Macrobiotes oculés, dont l'armature bulbaire renferme 2 bâtonnets sans comma, et dont la surface dorsale est couverte de gros tubercules arrondis, disposés en rangées transversales plus ou moins nettes; Plate, le premier, en a figuré un d'une façon succincte et l'a dénommé *tuberculatus*; depuis, Thulin, J. Murray, Heinis, P. della Valle, Marcus retrouvent des formes à tubercules, qu'ils désignent par le nom ci-dessus, sans être bien sûrs d'avoir eu affaire à une même espèce; le *nodosus* Murray *1907*, l'*indicus* Murray *1907*, le *Sattleri* Richters *1902*, le *Rollei* Heinis *1921*, le *septentrionalis* Thulin *1928* (non figuré) sont aussi des formes à tubercules; il est bien étonnant qu'il y en ait tant que cela. Assez souvent, j'ai rencontré une forme à tubercules, qu'après bien des hésitations je me suis décidé à identifier avec *Sattleri*.

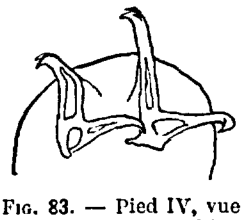


Fig. 83. — Pied IV, vue ventrale, *Hypsibius Sattleri*.

Petite taille, 238 μ de long. Le corps a un contour irrégulier, comme lobé, ce qui détache nettement la tête, arrondie en avant; des yeux volumineux (fig. 82). Le corps est revêtu de gros tubercules arrondis ou plus ou moins aplatis, dont il est difficile d'analyser la

disposition; on distingue vaguement qu'ils sont en rangées transverses, comprenant une paire médiane assez nette et des mamelons latéraux. Les deux tubercules de la paire médiane sont mieux séparés en avant qu'en arrière, où les tubercules plus ou moins fusionnés apparaissent plutôt comme une saillie ondulée. Des saillies cuticulaires dessinent sur les flancs des sortes de piquants qu'on ne voit pas toujours. Ce qui me paraît caractéristique, c'est le fait que la cuticule a un aspect réticulé (comme du verre craquelé, dit Richters), aussi bien sur les tubercules que dans les espaces intermédiaires et à la base des pieds, plus visible après l'action de la potasse que sur le vivant; Thulin, toujours très exact, qui accepte les deux espèces *tuberculatus* Plate et *Sattleri* Richters, mentionne que la réticulation est à mailles plus fines chez la première; c'est bien peu de chose pour motiver une séparation spécifique. Petites diplogriffes du type *Hypsibius* peu différentes l'une de l'autre, les deux petites branches étant, sur le pied IV, presque à angle droit avec les branches principales (fig. 83). Tube buccal de largeur moyenne; armature bulbaire formée de 2 bâtonnets sans comma, le premier étant le plus souvent fortement étranglé en son milieu, ce qui permet de comprendre qu'on l'ait représenté comme double; le second est globuleux et égal à la moitié du précédent. Nourriture végétale (boules jaunes dans l'estomac). — J'ai vu comme Richters une ponte de 2 œufs ovoïdes (de 50 μ sur 31) enfermés dans une mue (fig. 84).

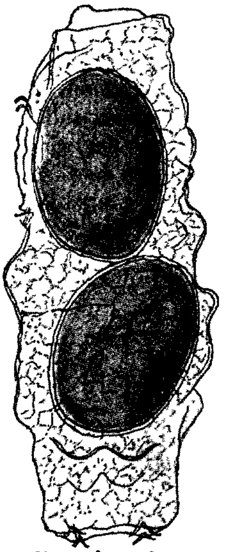


Fig. 84. — Ponte d'*Hypsibius Sattleri*.

Cette espèce paraît avoir une grande aire de distribution : en France et en Corse, plusieurs stations éparses de la plaine et de la montagne (1.900 m.), dans des Hypnacées en mélange; Europe, Asie (?), Amérique du Nord, régions arctique et antarctique.

Le **nodosus** J. Murray 1907 (cosmopolite, trouvé par Marcus dans la Mousse à Wannsee près Berlin) a de 6 à 12 rangées de très gros tubercules à surface finement papilleuse, tandis que la cuticule intermédiaire est lisse ou à peine verruqueuse; longueur : 500 μ. Ponte de 9 œufs colorés en brun ou rougeâtre dans la mue. Marcus trouve également à Wannsee le *tuberculatus* de Plate et le *Sattleri* de Richters, ce qui est peu vraisemblable.

12. ***Hypsibius Wibbelti** Rahm, *1925*.

Jusqu'à 300 μ, corps segmenté, incolore ou brun foncé, recouvert de petits tubercules disposés en 9-10 rangées longitudinales bien régulières, la tête étant nue; les tubercules ne sont plus visibles chez un animal venant de muer; des yeux bien visibles. Petites diplogriffes très ouvertes.

3 courts bâtonnets à peu près égaux dans le bulbe. — Ponte dans la mue de 3 œufs ovoïdes, de 41 sur 60 μ.

Dans des *Tortula* de Rhénanie. L'auteur rapproche son espèce du *tuberculatus* Plate et du *Sattleri* Richters.

13. ***Hypsibius papillifer** (J. Murray, *1905*).

250 μ, hyalin, yeux noirs. Les côtés sont couverts de gros tubercules acuminés, disposés en rangées transverses. Diplogriffes à peu près égales, une branche étant plus longue que l'autre. Tube buccal semi-étroit, 3 granules allongés et égaux dans le bulbe, sans comma. — 5 œufs pondus dans la mue.

Régions arctiques, Écosse, Irlande, Yorkshire, Alpes suisses (1.800 m.), Australie et Nouvelle-Zélande.

En Irlande (marais salé) et en Écosse (dans *Sphagnum*), Murray trouve un *papillifer* qui a des tubercules plus gros et plus nombreux que chez le type, de 4 à 6 par rangée transverse, se touchant par leurs bases; sur la base de chaque pied IV il y a encore un tubercule à longue pointe. Marcus (1928) établit pour cette variété une forme ***bulbosus***.

14. ***Hypsibius undulatus** Thulin, *1928*.

Cette forme appartient probablement au clan des *Hypsibius* tuberculés dont elle a les griffes et l'armature bulbaire de 2 granules sans comma. 247 μ de long, oculé; il n'y a pas de tubercules, mais la paroi dorsale présente des bourrelets successifs, au nombre d'environ 24; la cuticule est réticulée. Une ponte de 3 œufs ovales (38 sur 44 μ) dans la mue.

Suède méridionale, dans des Lichens et des Mousses.

15. ***Hypsibius annulatus** (J. Murray, *1905*). — *Isohypsibius annulatus* J. M. (Thulin, *1928*).

417 μ et plus; cuticule jaune pâle recouverte sur la face dorsale (sauf la tête) et à la partie proximale des pieds de petits tubercules disposés en rangées transverses régulières; oculé. 2 bâtonnets minces et égaux dans le bulbe, pas de comma. Diplogriffes du type *macronyx* (?), c'est-a-dire un grand éperon avec fortes pointes accessoires et un petit. — Caractère exceptionnel : pond ses œufs, au nombre de 3, dans la mue qui reste attachée à la peau du front pendant un temps très long, de sorte que l'animal se déplace avec ce singulier fardeau.

Sub-aquatique : Écosse, Irlande, Autriche (tourbière à Lunz), régions arctiques, Nouvelle-Zélande.

[La position générique de cette espèce est incertaine.]

16. ***Hypsibius tetradactyloides** (Richters, *1907*). — *Isohypsibius tetradactyloides* R. (Thulin, *1928*).

500 μ, oculé. Cuticule lisse. Diplogriffes à branches très divergentes

comme chez *granulifer*. Armature bulbaire formée de 3 granules qui vont en grossissant du rostral au caudal. — Ponte de 2 à 8 œufs ovoïdes (90 μ de grand diamètre) dans la mue.

Oldenburg (bord du lac Sager), Rhénanie, Suisse; îles antarctiques.

17. **Hypsibius megalonyx** Thulin, *1928*. — ? *Macrobiotus Dujardin* Doyère (Kaufmann, *1851*). — *Macrobiotus lacustris* Duj. (Wanda von Wenck, *1914*, erreur de détermination). — *Isohypsibius megalonyx* Thulin, *1928*.

Animal incolore, de grande taille, la femelle mesurant jusqu'à 900 μ;

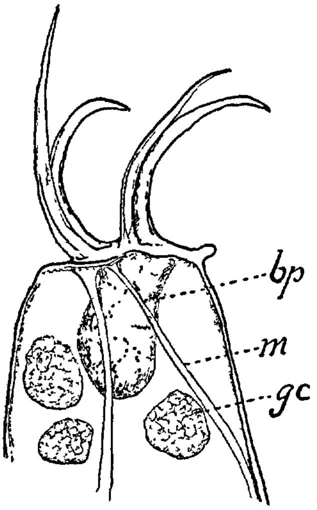


Fig. 85. — Pied IV, *Hypsibius megalonyx*, vue de profil : *bp*, bulbe pédieux; *gc*, globule cavitaire; *m*, muscle.

Fig. 86. — Pied I d'*Hypsibius megalonyx* ♂, vue de profil du côté externe montrant la banche courte transformée en organe d'accrochage.

le mâle est de taille moitié moindre; yeux bien visibles. Les deux diplogriffes sont presque semblables et de grandes dimensions (14 μ de long); leur aspect varie beaucoup suivant la façon dont elles se présentent sous le microscope (fig. 85); elles sont souvent disposées de telle façon qu'il y a parallélisme frappant entre les deux branches de l'une et l'autre diplogriffes; chacune d'elles comprend une branche longue et assez mince, et une branche un peu plus épaisse et un peu plus courte, recourbée en cimeterre; ces deux branches ne se rejoignent que tout à fait à la base, de sorte qu'il n'y a pas de pédoncule commun; je n'ai pas vu avec certitude de pointes accessoires. Le dimorphisme sexuel se manifeste non seulement par la différence de taille, mais aussi par la présence d'une diplogriffe modifiée sur les pieds I du mâle (fig. 86), signalée par Rywosch et représentée pour la première fois par Henneke (1911)

qui l'attribue par erreur à *Macrobiotus macronyx* : la branche courte de la diplogriffe externe est transformée en un organe d'accrochage. Tube buccal étroit (2 μ) ; bouche entourée de lamelles; l'armature bulbaire du jeune (jusqu'à 250 μ) comprend 3 bâtonnets bien nets, I et II étant en contact, et pas de comma; chez l'adulte, le bulbe est plus allongé, et les bâtonnets sont amincis et un peu irréguliers, beaucoup moins bien séparés que chez le jeune (fig. 87); l'œsophage post-bulbaire est remarquablement long, comme cela arrive souvent chez les espèces aquatiques. — Lors de l'accouplement, plusieurs mâles (jusqu'à 9) s'implantent sur une même femelle, leurs organes d'accrochage pinçant la cuticule de celle-ci assez fortement pour qu'on puisse manipuler le groupe et le porter sous le microscope sans que les mâles se détachent. — La femelle pond rapidement dans la mue un grand nombre (12 à 30) de petits œufs, un peu colorés en jaune ou en brun, mesurant 40 μ sur 30, ce qui est en dessous des dimensions habituelles des œufs de Tardigrades. La femelle traîne longtemps avec elle ce sac ovigère (fig. 88) jusqu'à l'éclosion des jeunes ; on a vu une femelle portant deux sacs à œufs successifs (v. Wenck), l'un ancien, l'autre récent; mais souvent aussi, elle se sépare de sa mue ovigère.

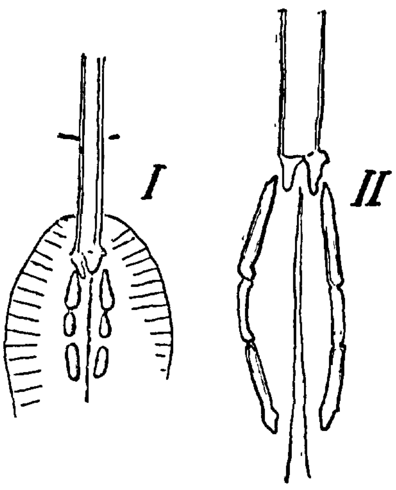


Fig. 87. — *Hypsibius megalonyx* : I, armature bulbaire d'un jeune. — II, armature d'un adulte.

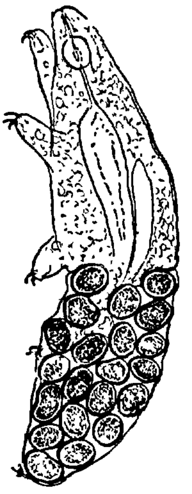


Fig. 88. — Femelle d'*Hypsibius megalonyx* venant de pondre et traînant après elle sa mue pleine d'œufs (imité de W. von Wenck).

Cette espèce présente un caractère spécial : c'est la facilité extrême avec laquelle elle s'enkyste (fig. 89) : lorsqu'on rapporte des Mousses aquatiques, simplement mouillées, qui renferment des *megalonyx*, on peut être assuré qu'on trouvera, après quelques heures, presque tous les individus enkystés; il n'est pas rare du reste, de voir se dérouler le processus sous le microscope : l'animal se contracte d'abord à l'intérieur de sa cuticule, l'intestin étant toujours vidé; puis exsude de son corps un liquide coagulable, sans doute le plasma, lequel forme des tractus irréguliers, des sortes de piliers reliant l'animal contracté à la vieille cuticule qui se déforme, se plisse comme sous l'effet de tractions, et présente souvent quelques lignes transverses dessinant une annulation. Les

griffes anciennes sont bien visibles à la surface du kyste et permettent de déterminer l'espèce; on voit souvent de petites griffes nouvelles à la surface de l'individu contracté; les yeux, les appareils dentaire et bulbaire restent assez apparents en dépit de la contraction, au moins dans les kystes récents, ainsi que les nombreux globules cavitaires remplis de fins granules. La dimension des kystes oscille entre 104 et 225 μ de long, ce qui me fait croire que ce sont seulement les jeunes qui s'enkystent. Ces kystes si originaux ont été vus bien des fois, mais les observateurs, sans jamais les déterminer soigneusement, les rapportent aux diverses espèces aquatiques qu'ils connaissent : Lauterborn (1906), les a rencontrés souvent dans des mares au bord du Rhin, et une fois, dit-il, un Macrobiote à intestin vidé s'est enkysté sous ses yeux; il rapporte ces kystes à *Macrobiotus macronyx* Duj., bien que dans certaines mares peuplées de milliers de *macronyx*, il n'ait jamais trouvé un seul kyste. Il est probable que le kyste figuré par Murray en 1907 et rapporté par lui à *dispar* se réfère encore à notre espèce; Richters (1909) après avoir isolé deux Tardigrades (*M. lacustris*?) trouve le lendemain matin des kystes de 140 à 176 μ de long; la figure qu'il en donne et les dimensions correspondent très bien aux kystes de *megalonyx*; Reukauf (1912) publie deux photographies de kystes de 150 μ de long, à peau plissée, dans lesquels on voit bien les taches oculaires mais non les dents : il les rapporte à son espèce *M. Ferdinandi*; Wanda von Weyck (1914) a eu sous les yeux des kystes qu'elle attribue à *lacustris* (provenant des bords du Rhin, comme ceux de Lauterborn); elle note que l'intestin est toujours vidé chez les exemplaires qui se préparent à l'enkystement, et que les Tardigrades mis en culture s'enkystent tous, petits et grands, dans l'espace de trois à quatre jours, les kystes mesurant de 164 à 480 μ. Rahm signale des kystes de 550 à 670 μ; enfin Nederström (1920) figure un kyste de 192 μ (Finlande) qu'il rapporte à *Macrobiotus Pullari*, ce qui est sûrement erroné d'après la forme des griffes. Il est vraiment singulier que tous les auteurs qui ont trouvé des kystes de Tardigrades d'eau douce les attribuent aux espèces les plus variées, alors que ceux que j'ai souvent rencontrés sont toujours des kystes de jeunes *megalonyx*, bien reconnaissables aux griffes et à l'armature bulbaire. Il est possible que je me trompe en rapportant au seul *megalonyx* tous les kystes signalés; toujours est-il qu'en dehors de cette espèce aucune des formes d'eau douce ne m'a paru avoir de disposition à l'enkystement.

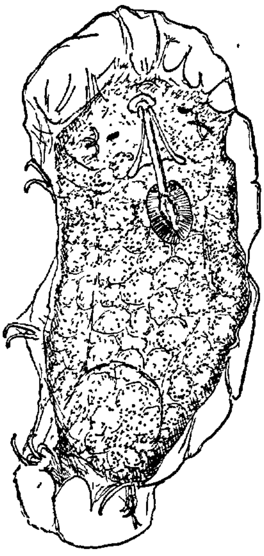


Fig. 89. — *Hypsibius megalonyx* enkysté.

L'espèce est toujours aquatique, dans la vase ou les Mousses aquatiques de petites mares ou étangs de Lorraine, Haute-Marne, Belgique, Rhénanie, Allemagne, Suisse, probablement Écosse. Le long du Rhin se trouvent en hiver et au printemps de petites mares à fond de sable, remplies par les hautes eaux; sur les bords, la boue fine est recouverte d'un tapis brun olive de Diato-

mées, de Desmidiées, d'Oscillariées avec Flagellés et Rotifères, où fourmillent les *megalonyx*, si bien qu'en râclant la surface avec un petit filet, on peut en récolter des milliers; en aquarium ils se portent du côté éclairé, mais se cachent sous les algues s'ils sont atteints par les rayons directs du soleil; ils montent parfois à la surface de façon à dessiner un liséré blanchâtre autour du bocal. L'espèce est saisonnière : elle est extrêmement abondante de janvier-février à avril-mai, époque de la reproduction; les mâles sont alors aussi nombreux que les femelles porteuses de sacs à œufs; elle semble disparaître en été, au moins par endroits (enkystement?), puis réapparaît en abondance moindre en automne (sortie des kystes?).

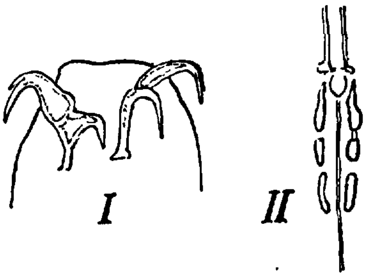


Fig. 90. — *Hypsibius Augusti*: I, diplogriffes du pied IV de gauche, vue ventrale. — II, armature bulbaire.

18. **Hypsibius Augusti** (J. Murray, *1907*). — ***Isohypsibius Augusti*** M. (Thulin, *1928*).

Assez grande espèce, jusqu'à 500 μ (Murray dit 757), transparente, aveugle. Les deux diplogriffes sont à peu près semblables et leurs branches sont aussi de longueur comparable, mais elles sont néanmoins du type *Hypsibius*, la diplogriffe extérieure ayant une branche plus longue et plus mince que la correspondante de la diplogriffe interne (fig. 90); les deux diplogriffes du pied IV sont plus inégales que celles des autres pieds, les deux pointes accessoires sont bien visibles sur les branches dressées. Bouche entourée de lamelles ou de plis; tube buccal de largeur moyenne; armature bulbaire formée de 3 bâtonnets, le second étant un peu plus court que chacun des deux autres et parfois accolé à I ; pas de comma; l'intestin antérieur qui relie le bulbe à l'intestin moyen est plus long que le bulbe et peu se plier lors des contorsions de l'animal. — Ponte dans la mue (fig. 91) comprenant jusqu'à 8 œufs lisses et ovoïdes mesurant 28 μ sur 60 (Murray dit 92 μ sur 115!; Marcus a trouvé des pontes comptant jusqu'à 30 œufs).

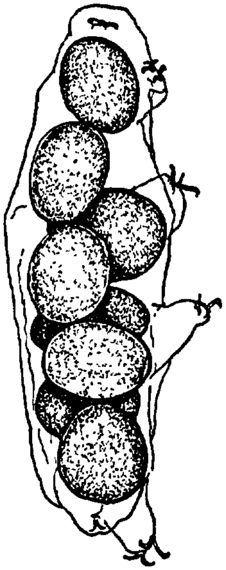


Fig. 91. — Ponte d'*Hypsibius Augusti*.

Plusieurs stations dans l'est de la France (Vosges, Lorraine, Meuse), dans des marais ou bassins de sources; le type de Murray est d'un marais d'Écosse près Fort-Augustus, d'où le nom de l'espèce (c'est évidemment par erreur typographique qu'elle est appelée plusieurs fois *angusti*); Irlande, Finlande, Allemagne, Sumatra, Australie. L'identification avec

l'espèce de MURRAY, la seule aquatique qui soit aveugle, est satisfaisante, sauf les dimensions attribuées aux œufs.

19. **Hypsibius granulifer** THULIN, *1928*. — *Isohypsibius granulifer* THULIN, *1928*.

Corps transparent, 400 μ de long; gros yeux formés d'une quantité de grains noirs accolés (fig. 92); la sculpture de la cuticule, bien visible surtout après fixation à l'acide acétique, est très caractéristique; la cuticule est comme guillochée ou granuleuse, surtout en arrière, et spécialement sur la face dorsale; la guillochure s'étend plus ou moins sur les flancs et sur la face supérieure des pieds; l'épiderme, surtout du côté caudal, renferme de fins grains légèrement colorés en brun. Tube buccal de 2 μ de lumière; 3 bâtonnets bulbaires minces, comme il est habituel chez les espèces aquatiques; I et II sont égaux et contigus; III est un peu plus grand que chacun des deux précédents; pas de comma. Grandes griffes à fortes pointes accessoires; la branche inférieure forme angle obtus avec la supérieure; la diplogriffe interne du pied IV a une assez longue base arquée (fig. 92); elle diffère notablement de sa voisine, plus que les diplogriffes homologues des autres pieds. — Une femelle de 300 μ était remplie d'œufs comprimés, ce qui indique une ponte dans la mue; THULIN a en effet trouvé des pontes de 6 à 9 œufs, et moi-même une mue renfermant 11 œufs lisses, de 40 à 50 μ de diamètre.

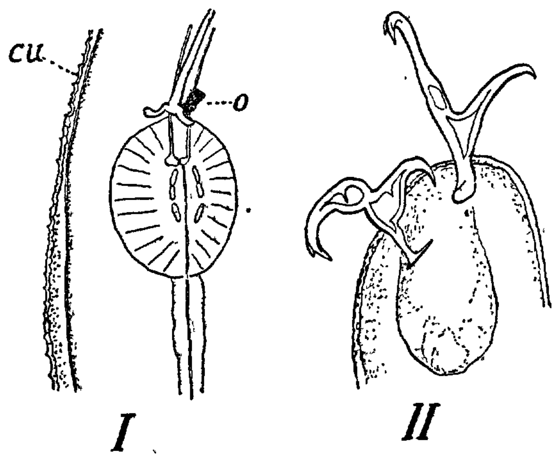


FIG. 92. — *Hypsibius granulifer* : I, armature bulbaire et cuticule (*cu*); *o*, tache oculaire. — II, pied IV droit, vue ventrale.

Espèce aquatique : ruisseau lent avec Mousses (Marne); environs de Nancy, dans les feuilles mortes au fond d'une mare; mare à Troussey (Meuse) dans *Hypnum aduncum* (en avril); le type de THULIN a été trouvé dans une Mousse de marais du jardin botanique de Lund (sud de la Suède). Cette espèce est facilement séparable des trois autres *Hypsibius* d'eau douce, par la présence d'yeux (*Augusti* est aveugle), de 3 bâtonnets bulbaires (*Dujardini* n'en a que 2), par la forme des griffes et la sculpture de la cuticule.

20. **Hypsibius prosostomus** THULIN, *1928*. — ? *Macrobiotus Schaudinni*

Richters, *1907*. — *Hypsibius tetradactylus* Thulin, *1911* (non Greeff, *1866*). — *Isohypsibius prosostomus* T. (Marcus, *1929*).

Corps transparent, 470 μ de long (fig. 93); yeux noirs bien visibles. Les griffes sont notablement inégales, les deux branches divergeant à peu près à angle droit; je n'ai pas toujours vu les pointes accessoires sur la branche interne de la petite diplogriffe, tandis qu'elles sont toujours bien nettes sur la branche principale de la grande diplogriffe. Cette espèce présente une particularité qui m'a toujours permis de la reconnaître avec certitude : sur les trois premiers pieds, on voit une petite barrette chitineuse, oblique, qui part à peu près de la base de la petite diplogriffe; je ne crois pas qu'il y ait une barrette sur le pied IV. Tube buccal assez large (3 μ); armature bulbaire comprenant 3 bâtonnets et un petit comma; le bâtonnet I est presque tangent à l'apophyse; le bâtonnet II touche I par sa pointe supérieure; III, de dimension un peu inférieure à I + II, est largement séparé de II. — Œufs lisses, ovoïdes ou sphériques (45 × 70 μ) pondus dans une mue, au nombre de 3 à 7.

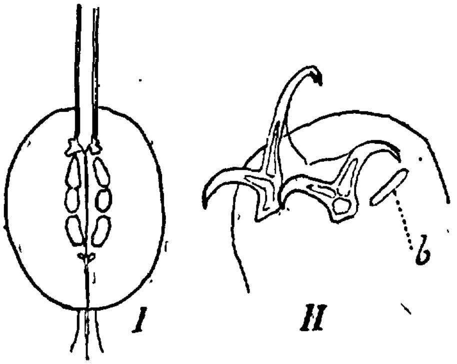


Fig. 93. — *Hypsibius prosostomus* : I, armature bulbaire. — II, les deux diplogriffes du pied III, vue ventrale; *b*, barrette.

Assez abondant dans l'est de la France, dans des Bryacées, Hypnacées, *Frullania*, divers Lichens; je l'ai trouvé une fois dans une Mousse aquatique immergée (*Hypnum aduncum*); Laponie, Finlande, Scandinavie, Rhénanie, Alpes (2.329 m.); gazon d'Algues dans un lac de Java.

Je ne vois aucune différence appréciable entre *prosostomus* et *Schaudinni*, espèce arctique que Murray croit avoir retrouvée en Écosse, Rahm au lac de Laach (Eifel) et Marcus en Suisse; je préfère, bien entendu, le nom de *prosostomus*, correspondant à une excellente description, à celui de *Schaudinni* dont la définition est imparfaite.

21. *Hypsibius stenostomus (Richters, *1908*). — *Macrobiotus stenostomus* et *Appelloefi* Richters, *1908*. — *Isohypsibius Appellöfi* Thulin, *1928*.

Jusqu'à 550 μ, oculé. Les deux diplogriffes d'un pied sont très dissemblables; les branches très courbes s'insèrent sur un court pédoncule. Tube buccal large de 3 μ; dans le bulbe, il y a 3 bâtonnets, le dernier touchant le comma. — Ponte de 7 œufs lisses dans la mue.

C'est la seule espèce marine de Macrobiote (Baltique, mer du Nord, jusqu'à 25 m. de fond).

22. ***Hypsibius zetlandicus*** (J. Murray, *1907*).

Jusqu'à 580 μ, brun, oculé. Les deux diplogriffes de chaque pied sont différentes de taille, avec courts pédoncules; la grande branche de la plus grosse diplogriffe porte deux pointes accessoires bien détachées. Tube buccal assez large; dans le bulbe, armature de deux gros granules sans comma, chacun d'eux étant fortement bilobé du côté qui regarde vers l'extérieur. — Œufs ovoïdes (75 × 94 μ) pondus dans la mue.

Régions arctiques, Finlande (aquatique), Shetland, Écosse.

23. ***Hypsibius antarcticus*** (Richters, *1904*).

336 μ, oculé. Griffes dissemblables à branches perpendiculaires l'une à l'autre. Tube buccal semi-large; 2 bâtonnets bulbaires, le premier étant plus long que le second; pas de comma. — Les œufs sphériques, de 80 μ de diamètre, sont pondus librement et se collent à des corps étrangers; par une exception presque unique chez les Tardigrades à œufs libres, leur coque est très mince et sans ornements d'aucune sorte.

Suède; région antarctique.

24. ***Hypsibius truncatus*** Thulin, *1928*.

Petite espèce de 145 μ de long, aveugle; diplogriffes petites et à peu près égales comme chez *ornatus;* cuticule tout à fait lisse. 3 granules sans comma dans le bulbe. — Ponte inconnue.

Écosse, dans une Mousse sèche.

G. DIPHASCON Plate 1889.

Ce genre, dérivé de quelque *Hypsibius* à diplogriffes inégales, tire sa caractéristique de la disposition de la partie antérieure de l'intestin; alors que dans les genres voisins *Macrobiotus* et *Hypsibius*, la partie du tube buccal qui s'étend entre l'insertion des supports dentaires et l'entrée dans le bulbe est très courte, si bien que les supports dentaires sont presque tangents au contour supérieur du bulbe, il en est autrement chez *Diphascon* : après une première région rectiligne et rigide, le tube buccal devient souple, décrit alors une courbe ou fait même une boucle, ce qui repousse le bulbe quelque peu en arrière. Les diplogriffes d'un même pied sont dissemblables et toujours du type *Hypsibius;* les œufs lisses sont toujours pondus dans la mue.

Bien que des auteurs ne conservent *Diphascon* qu'à titre de sous-genre, je suis d'avis de garder cette coupure générique; elle se relie à *Hypsibius* par deux types de passage : *H. conjungens* qui a un tube buccal un peu plus long qu'il n'est habituel (fig. 73) et *D. angustatum* Murray qui est très peu *Diphascon*, la partie souple étant assez courte et à peine flexible. Une douzaine d'espèces dont une dizaine sont européennes; 3 ou 4 vivent en France.

1. ***Diphascon angustatum** J. Murray, *1905*.

Assez gros, hyalin, aveugle. Tube buccal large continué après le niveau de l'insertion des supports de stylets par un court tube strié en travers. Bulbe allongé avec deux bâtonnets, dont le second est notablement plus grand que le premier; pas de comma.

Régions arctiques, Shetland, Écosse et Irlande, Alpes de Suisse (1.950 m.).

2. ***Diphascon spitsbergense** Richters, *1903*.

400 μ, corps allongé, aveugle. Tube buccal large continué par un court tube ondulé. Bulbe très allongé avec deux bâtonnets minces dont le second est beaucoup plus long que le premier; un comma. — Ponte de 2 œufs (60 × 78 μ) dans la mue.

Régions arctiques, Laponie, Suède, Finlande, Allemagne.

3. ***Diphascon Recamieri** Richters, *1907*.

416 μ, oculé. Tube buccal et tube souple assez étroits (2 μ de lumière), ce dernier très long; bulbe allongé avec 2 bâtonnets minces, l'antérieur notablement plus long que le caudal; un comma.

Régions arctiques, Suisse (Mousse sèche).

4. ***Diphascon Belgicae** Richters, *1911*.

496 μ, aveugle. Tube buccal et tube souple assez larges (2,5 μ), ce dernier très long; bulbe très allongé avec 2 bâtonnets minces, le caudal 2 fois plus long que l'antérieur; un comma.

Régions arctiques, dans la Mousse près de Berlin.

5. **Diphascon oculatum** J. Murray, *1906*. — ? *Diphascon canadense* Murray, *1910*. — *Hypsibius oculatus* (M. Thulin, *1911*).

333 μ (Nederström trouve un maximum de 354 μ); yeux noirs bien marqués chez le type, à peu près au niveau des stylets (fig. 94). Tube buccal très étroit (1 μ de lumière); la première partie, raide, se termine par un épaississement chitineux très visible; la seconde partie, souple et longue, décrit des ondulations ou une boucle; le bulbe ovoïde est placé obliquement dans le corps; il y a deux granules bulbaires, le premier étant double du second, et un comma bien net. — Ponte de 2 à 5 œufs ovoïdes (51 × 63 μ) dans la mue.

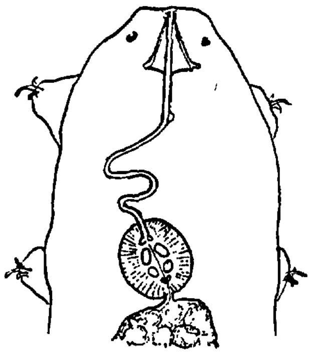


Fig. 94. — Extrémité antérieure de *Diphascon oculatum*.

Espèce rencontrée plusieurs fois en France et en Corse, toujours au-dessus de 900 m. d'altitude; nord de l'Europe (Écosse, Suède, Laponie, Finlande).

L'identité avec le *canadense* (= *vancouverensis* THULIN 1911, qui a créé ce nom parce qu'il y avait déjà un *Hypsibius canadensis* J. MURRAY 1910) est complète, sauf l'absence d'yeux chez cette forme, qui pourrait bien être un mutant aveugle d'*oculatum*; c'est d'autant plus vraisemblable que l'on trouve parfois des individus d'*oculatum* où les yeux sont à peine indiqués.

6 ***Diphacon bullatum** J. MURRAY; *1905*.

300 μ, aveugle; corps mamelonné et divisé en 3 champs longitudinaux, une série de mamelons pairs occupant le champ médian. Tube souple assez étroit, décrivant une ample ondulation; bulbe ovoïde avec deux bâtonnets égaux, un comma. Les pieds IV sont plus écartés qu'il n'est habituel.

Écosse, Wannsee près Berlin.

7. ***Diphascon tenue** THULIN, *1928*.

231 μ, aveugle. Pieds petits et peu saillants. Tube buccal et tube souple étroits, ce dernier formant une anse profonde; bulbe un peu allongé avec 3 bâtonnets minces et courts, pas de comma; pas d'apophyses visibles.

Mousse des Feroë.

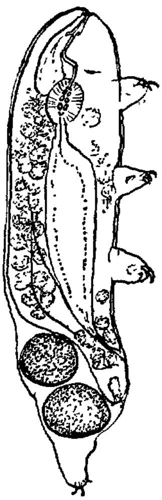


FIG. 95. — *Diphascon alpinum* vu de profil, ayant pondu dans la mue.

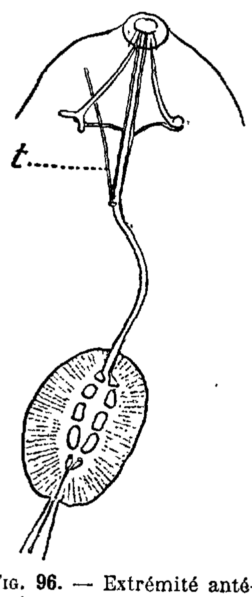


FIG. 96. — Extrémité antérieure de *Diphascon alpinum* : *t*, tendon dont l'insertion marque la terminaison du tube buccal rigide.

8. **Diphascon alpinum** J. MURRAY, *1906*.

Espèce ne dépassant guère 250 μ, aveugle (fig. 95). Tube souple très étroit (1 μ de lumière); après l'insertion des supports de stylets, le tube buccal est d'abord raide sur une courte distance et sa paroi présente un point épaissi sur lequel s'insère un tendon ou ligament (fig. 96) qui va s'attacher obliquement sur la cuticule, puis vient une partie souple qui décrit une ample ondulation. Bulbe ovoïde; les apophyses sont volumineuses; l'armature bulbaire comprend 3 courts bâtonnets arrondis qui augmentent sensiblement de taille du premier au troisième, et un comma. — J'ai vu comme THULIN une ponte de 2 œufs dans la mue.

J'ai trouvé cette espèce en plusieurs régions de la France, aussi bien en

plaine qu'en montagne. C'est le *Diphascon* le plus commun; il est aussi cosmopolite : régions arctiques et antarctiques, Europe, Afrique, Nouvelle-Zélande, montagnes Rocheuses du Canada.

9. ***Diphascon chilenense** PLATE, *1888*.

272 μ, aveugle. Tube souple assez étroit, décrivant une ondulation; bulbe ovoïde, avec apophyses, 3 courts bâtonnets arrondis à peu près égaux et un comma; c'est le seul Macrobiote qui présente après les commas de petites lames chitineuses (*septulae*). — Ponte de 2 ou 3 œufs dans la mue.

Tout à fait cosmopolite : régions arctique et antarctique, Europe, Himalaya (2.700 m.), Australie, Nouvelle-Zélande, les deux Amériques. Cette espèce étant très voisine d'*alpinum*, dont elle ne diffère que par la présence des septules qui peuvent être confondues avec le comma, il est probable qu'on a souvent dû mélanger les deux formes.

FIG. 97. — Diplogriffes du pied IV de gauche, *Diphascon scoticum*.

10. **Diphascon scoticum** J. MURRAY, *1905*. — *Diphascon crozetense* RICHTERS, *1907*. — *Hypsibius scoticus* (M. THULIN, *1911*). — ? *Diphascon prorsirostre* THULIN, *1928*. — ? *Diphascon arduifrons* THULIN, *1928*.

Animal allongé, jusqu'à 217 μ (THULIN donne le chiffre de 462 μ), aveugle; les griffes sont comme d'habitude du type *Hypsibius* et notablement inégales (fig. 97). Tube souple étroit, de 1,5 μ de lumière, plus ou moins long suivant les individus; parfois il dessine simplement des ondulations et parfois une boucle; bulbe très allongé; l'armature bulbaire (fig. 98) comprend de petites apophyses et 3 longs bâtonnets, qui présentent quelques variations dans leur longueur relative; le plus fréquemment le bâtonnet II est le plus court et le bâtonnet III le plus long; il y a souvent un très petit comma. — J'ai vu une ponte de 4 œufs dans la mue avec le *Diphascon* qui en sortait.

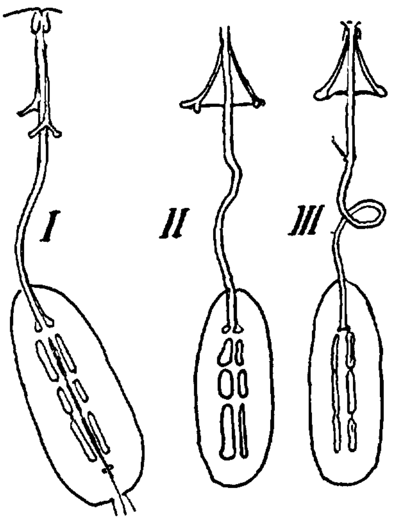


FIG. 98. — Armatures bulbaires légèrement différentes, rapportées à *Diphascon scoticum* : I est le *scoticum* normal; II répondrait assez bien à *prorsirostre* de THULIN; III diffère des deux précédents.

En France, je n'ai rencontré le *scoticum* que dans des montagnes (Vosges, Savoie à 2.300 m.), dans des

Cladonia et des Hypnacées, une fois dans des Mousses et Hépatiques de cascade. Cosmopolite : régions arctique et antarctique, nord de l'Europe jusqu'à Berlin, Forêt Noire (dans un *Sphagnum* de tourbière) et Suisse; Afrique (Cap), Australie et Nouvelle-Zélande, les deux Amériques.

Il n'est pas douteux, comme l'a déjà dit Murray (1910), que le *crozetense* Richters de la région antarctique est identique à *scoticum*; quant aux espèces de Thulin, *prorsirostre* (Suède, Écosse, Allemagne) et *arduifrons* (Laponie, Sibérie), elles sont très voisines de *scoticum; prorsirostre* et *arduifrons* n'ont pas de comma et c'est le premier bâtonnet bulbaire qui est plus court que les deux autres. Thulin (1911) a encore décrit une variété *ommatophorum* du nord de la Suède qui est pourvue d'yeux et qui est reliée au type par des intermédiaires; pour ma part, j'ai trouvé en France des colonies pures qui répondent à la définition de *prorsirostre,* mais les différences avec *scoticum* sont si minimes et si difficiles à apprécier que je préfère réunir les deux formes, au moins provisoirement.

BIBLIOGRAPHIE

On trouvera la bibliographie complète relative aux Tardigrades (jusqu'en 1929) dans l'ouvrage suivant :

MARCUS (E.). — Tardigrada (Bronns Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, Bd V, IV. Abteil., 3. Buch, Leipzig, 1929).

A défaut de ce travail, les mémoires préliminaires du même auteur peuvent à peu près en tenir lieu :

MARCUS (E.). — Zur Anatomie und Ökologie mariner Tardigraden (*Zool. Jahrb., Abt. f. Syst.*, Bd LIII, 1927, p. 487-558).

ID. — Zur Ökologie und Physiologie der Tardigraden (*Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool.*, Bd XLIV, 1927, p. 323-370).

ID. — Zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Tardigraden (*Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool.*, Bd XLV, 1928, p. 99-158).

ID. — Bärtierchen (Tardigrada) (Die Tierwelt Deutschlands, XII. Teil, IV, Iéna, 1928).

ID. — Zur Embryologie der Tardigraden (*Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ont.*, Bd L, 1929, p. 333-384).

Depuis la publication de la monographie du Tier-Reich, il a paru :

CUÉNOT (L.). — Description d'un Tardigrade nouveau de la faune française (*Arch. d'Anat. microsc.*, t. XXV, 1929, p. 121-125).

MARCUS (E.). — Beiträge zur Tardigradensystematik (*Zool. Jahrb., Abt. f. Syst.*, Bd LIX, 1930, p. 363-386).

ID. — Materialbeschaffung, Lebendbeobachtung und Haltung von Tardigraden (Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden d'Abderhalden, Abt. IX, Teil 7, 1930, p. 1-9).

ID. — Tardigraden aus Sumatra (*Arch. f. Hydrobiol.*, Suppl.-Bd VIII, 1931, p. 608-613).

RAHM (G.). — Freilebende Nematoden, Rotatorien und Tardigraden aus Südamerika (besonders aus Chile) (*Zool. Anz.*, Bd 98, 1932, p. 94-128).

INDEX SYSTÉMATIQUE

Cet index comprend tous les noms employés dans la systématique; les noms corrects de genres sont en **égyptiennes**, les noms d'espèces en romaines, les synonymes en italiques. Chaque nom est suivi du numéro de la page correspondante en chiffres ordinaires. Les genres acceptés et corrects ne sont cités qu'à la page où ils sont définis. Les espèces non trouvées en France sont précédées d'un astérisque.

Acrophanes, 54.
aculeatus (*Echiniscus*), 48.
alpigenum (*Milnesium*), 54.
alpinum (Diphascon), 91.
*ambiguus (Macrobiotus), 70.
*ampullaceus (Macrobiotus), 70.
*angustatum (Diphascon), 89.
*annulatus (Hypsibius), 81.
*antarcticus (Hypsibius), 88.
Appellöfi (*Macrobiotus*), 87.
Arctiscon, 54.
*arcticus (Hypsibius), 75.
arctomys (*Echiniscus*), 38, 40.
arduifrons (*Diphascon*), 91.
areolatus (Macrobiotus), 60.
astronensis (*Macrobiotus*), 59.
Augusti (Hypsibius), 85.

Batillipes, 29.
*Belgicae (Diphascon), 89.
Bellermani (*Echiniscus*), 49.
bisetosus (Echiniscus), 48.
biunguis (*Echiniscus*), 49.
Blumi (Echiniscus), 45.
borealis (Pseudechiniscus), 39.
Breckneri (*Macrobiotus*), 73.
Bryodelphax, 36.
bulbosus (Hypsibius), 81.
*bullatum (Diphascon), 90.

callimerus (*Hypsibius*), 76.
Calohypsibius, 71.
canadense (*Diphascon*), 89.
canadensis (Echiniscus), 46.
canadensis (Hypsibius), 90.
caudatus (*Batillipes*), 29.
*chilenense (Diphascon), 91.
chitonides (Parechiniscus), 35.
coelatus (Hypsibius), 79.
**columinis* (*Echiniscus*), 53.
*conifer (Pseudechiniscus), 39.
conjungens (Hypsibius), 75.
convergens (*Macrobiotus*), 73.
*cornutus (Pseudechiniscus), 39.
coronifer (Macrobiotus), 66.
crassispinosus (*Echiniscus*), 42.
crassus (*Echiniscus*), 42.
crenulatus (*Macrobiotus*), 63.
Creplini (*Echiniscus*), 51.
cribrosus (*Echiniscus*), 51.
crozetense (*Diphascon*), 91.

diodon (*Macrobiotus*), 56.
Diphascon, 88.
dispar (*Macrobiotus*), 69.
Duboisi (Echiniscus), 42.
Dujardin (*Macrobiotus*), 73, 82.
Dujardini (Hypsibius), 73.
Dujardini (Microlyda), 32.

ECHINISCI, 29.
***Echiniscoides**, 33.

Echiniscus, 40.
echinogenitus (Macrobiotus), 61.
eminens (*Macrobiotus*), 56.
Eutardigrada, 54.
*Evelinae (Hypsibius), 76.
exarmatus (Echiniscus), 41.

Ferdinandi (*Macrobiotus*), 69.
filamentosus (*Echiniscus*), 52.
fissispinosus (*Echiniscus*), 52.
furcatus (*Macrobiotus*), 59, 67.
*furciger (Macrobiotus), 69.

gibbus (*Hypsibius*), 79.
*gladiator (Echiniscus), 41.
granulatus (Echiniscus), 42, 47.
granulatus (Hypsibius), 71.
*granulatus (Macrobiotus), 59.
granulifer (Hypsibius), 86.
Guiteli (Halechiniscus), 31.

Halechiniscus, 31.
Harmsworthi (*Macrobiotus*), 59, 61.
hastatus (Macrobiotus), 64.
Heinisi (Macrobiotus), 75.
Heterotardigrada, 29.
hibernicus (Macrobiotus), 65.
Hufelandi (Macrobiotus), 56.
Hypechiniscus, 41.
Hypsibius, 71.

indicus (Macrobiotus), 79.
inermis (*Echiniscus*), 49.
intermedius (*Echiniscus*), 37.
intermedius (Macrobiotus), 66.
interruptus (*Macrobiotus*), 56, 61.
**islandicus* (*Macrobiotus*), 67.
*islandicus (Pseudechiniscus), 39.
Isohypsibius, 71.

kerguelensis (*Echiniscus*), 40.

lacustris (*Macrobiotus*), 73, 82.
*lapponicus (Echiniscus), 54.
*loxophthalmus (Echiniscus), 49.
luteus (*Macrobiotus*), 67.
Lydella, 32.

Macrobioti, 54.

Macrobiotus, 56.
macronyx (Macrobiotus), 69.
mediantus (Echiniscus), 48.
megalonyx (Hypsibius), 82.
Menzeli (*Echiniscus*), 44.
merokensis (Echiniscus), 52.
Microlyda, 32.
Microhypsibius, 71.
microps (*Macrobiotus*), 73.
*militaris (Echiniscus), 53.
Milnesium, 54.
mirus (Batillipes), 29.
*mollis (Oreella), 34.
*montanus (Macrobiotus), 63.
Murrayi (*Macrobiotus*), 73.
muscicola (*Echiniscus*), 52.
mutabilis (*Echiniscus*), 38.

nodosus (Hypsibius), 79.

Oberhäuseri (Hypsibius), 71.
occidentalis (Macrobiotus), 67.
oculatum (Diphascon), 89.
*oihonnae (Echiniscus), 53.
**ommatophorum* (*Diphascon*), 92.
*orcadensis (Macrobiotus), 59.
***Oreella**, 34.
ornatus (Hypsibius), 78.

pallidus (Hypsibius), 72.
*papillifer (Hypsibius), 81.
Parechiniscus, 35.
parvulus (Bryodelphax), 37.
perarmatus (Echiniscus), 6.
polychaetus (*Macrobiotus*), 78.
prorsirostre (*Diphascon*), 91.
prosostomus (Hypsibius), 86.
Pseudechiniscus, 38.
Pullari (Macrobiotus), 63.

quadrifidum (*Milnesium*), 54.
quadrispinosus (Echiniscus), 51.

*Recamieri (Diphascon), 89.
recens (Macrobiotus), 58.
reticulatus (Echiniscus), 41.
**Richtersi* (*Macrobiotus*), 59.
Rollei (*Macrobiotus*), 79.

Sattleri (Hypsibius), 79.
scabropygus (Hypsibius), 76.
scabrosus (Hypsibius), 77.
Schaudinni (*Hypsibius*), 86.
Schlagintweitii (*Acrophanes*), 54.
Schultzei (Macrobiotus), 59.
scoticum (Diphascon), 91.
scrofa (*Echiniscus*), 51.
septentrionalis (Hypsibius), 79.
*Sigismundi (Echiniscoides), 35.
*simba (Echiniscus), 52.
Spallanzanii (*Macrobiotus*), 71.
spinifer (*Macrobiotus*), 78.
spiniger (*Echiniscus*), 41.
spinosissimus (*Hypsibius*), 78.
spinuloides (*Echiniscus*), 44.
spinulosus (Echiniscus), 41.
*spitsbergense (Diphascon), 89.
spitsbergensis (Echiniscus), 44.
*stenostomus (Hypsibius), 87.
suecicus (*Echiniscus*), 53.
suillus (Pseudechiniscus), 38.
synaptae (Tetrakentron), 30.

tardigrade (*Hypsibius*), 73.
tardigradum (*Arctiscon*), 54.
tardigradum (Milnesium), 54.
*tenue (Diphascon), 90.
testudo (Echiniscus), 49.
*tetradactyloides (Hypsibius), 81.
tetradactylus (*Hypsibius*), 72, 87.
Tetrakentron, 30.
tetrodon (*Macrobiotus*), 61.
trifilis (*Echiniscus*), 49.
trisetosus (Echiniscus), 47.
*truncatus (Hypsibius), 88.
**tuberculatus* (*Macrobiotus*), 79.
*tympanista (Echiniscus), 53.

*undulatus (Hypsibius), 81.
ursellus (*Macrobiotus*), 73.

vancouverensis (*Diphascon*), 90.
verrucosus (Hypsibius), 77, 79.
*victor (Pseudechiniscus), 39.
*viridis (Echiniscus), 41.

Wasserbär, 1.
Wendti (Echiniscus), 40.
*Wibbelti (Hypsibius), 80.

*zetlandicus (Hypsibius), 88.

Imprimé en France
TYPOGRAPHIE FIRMIN-DIDOT ET C^ie. — MESNIL (EURE). — 1932.